BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

4

N° 20 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1971

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75-Paris, 5e

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75-Paris, 5e (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75-Paris, 5e (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 61, rue de Buffon, 75-Paris, 5e.

En 1971, deux sections sont représentées :

Zoologie (prix de l'abonnement : France, 96 F ; Étranger, 110 F).

Sciences de la Terre (prix de l'abonnement : France, 24 F ; Étranger, 27 F).

En 1972, paraîtront également les sections suivantes : Botanique, Sciences de l'Homme, Sciences physico-chimiques.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 20, novembre-décembre 1971, Sciences de la Terre 4

L'énigme du Daedalus (*Daedalus* Rouault, 1850). Ichnofossilia

par Jacques Lessertisseur *

Résumé. — Le genre fossile *Daedalus* (Cambrien-Silurien, cosmopolite) doit être compris, suivant une hypothèse de Sarle (1906), comme un terrier complexe du type « surcreusé » correspondant à l'approfondissement ou au déplacement progressif dans le sédiment d'un tube ou tunnel à une seule ouverture, généralement en forme de J, suivant l'un des modes « protrusif » ou « rétrusif » définis par Seilacher (1951). Les coupes transversales (*Humilis* Rouault, 1850), naturelles ou artificielles, présentant une succession serrée de petites écailles arquées et emboîtées, avec orientation corrélative du mica (lorsque cet élément est présent dans le sédiment), figurent des courbes capricieuses, se recoupant souvent et se répétant homothétiquement aux divers niveaux de sédimentation. Les coupes longitudinales, étudiées ici pour la première fois, sont des droites, des arcs ou des coniques, qu'on peut parfois confondre avec des colonies de *Scolithus*.

Ces animaux vermiformes habitaient en colonies nombreuses dans un milieu généralement sableux (gréseux), dont ils peuvent avoir perturbé fortement la sédimentation (bioturbation). La signification de profondeur est très vraisemblablement littorale ou sublittorale, comme en témoigne en particulier l'association possible avec *Scolithus* et avec *Cruziana*.

Abstract. — The fossil genus *Daedalus* (Cambrian-Silurian, cosmopolitan) has to be understood, according to the hypothesis of Sarle (1906), as a complex burrow belonging to the « overhollowed » type and corresponding to the progressive deepening and displacement into the sediment of a tube or tunnel with a single opening, generally in the shape of a J, in accordance with one of the « protrusive » or « retrusive » patterns as they have been defined by Seilacher (1951). The natural or artificial cross-sections (*Humilis* Rouault, 1850) show a close sequence of little curved and nested scales, the mica, as far as it is found in the sediment, being correlatively orientated. These cross-sections represent capricious curves which cross each other very often and are reproduced with similarity at the different sedimentary levels. The longitudinal sections which are investigated for the first time here, are straight lines, arcs or conic sections and can be at times mistaken for colonies of *Scolithus*.

These vermiform animals lived in colonies in a sandy medium (sandstone), the sedimentation of which may have been strongly disturbed by them (bioturbation). The indication as to the depth is likely littoral or sublittoral, as evidence can be given in particular by the possible association with *Scolithus* or with *Cruziana*.

Zusammenfassung. — Nach der von Sarle (1906) geäusserten Hypothese muss die Fossilgattung *Daedalus* (Kambrium-Silur, weltweit verbreitet)als complexer Bau der « mehrfach gewühlten » Typus verstanden werden, der dem Vertiefen oder dem allmählichen Fortschreiten im Sediment einer im allgemeinen J-förmigen und nur mit einer Öffnung versehenen Röhre oder Tunnel entspricht. Dies geschiet nach einer der beiden von Seilacher (1951) definierten Höhlungsarten, « protrusiv » oder « retrusiv ». Wenn man die natürlichen oder künstlichen Querschnitte (*Humilis* Rouault, 1850) betrachtet, kann man eine enge Folge von gebogenen, aneinandergefügten kleinen Schuppen erkennen. Der eventuell im Sediment vorhandene Glimmer folgt der Richtung dieser

* *Laboratoires d'Anatomie comparée et de Paléontologie, 8 et 55, rue de Buffon, Paris 5e.*

Schuppen. Die Querschnitte stellen phantasiereiche Windungen dar, die sich oft überschneiden und in verschiedenen Höhen der Sedimentierung homothetisch wiederholen. Die hier zum erstenmal studierten Längsschnitte weisen Geraden, Bögen und Kegelschnitte auf, die man zuweilen mit *Scolithus*-kolonien verwechseln kann.

Diese würmformigen Tiere lebten in grossen Kolonien in allgemein sandiger Umgebung (Sandstein), deren Sedimentation sie stark verändert beziehungsweise gestört haben können (Bioturbation). Die Tiefenbedeutung ist sehr wahrscheinlich littoral oder sublittoral, wie es besonders das mögliche gemeinsame Auftreten mit den Fossilien *Scolithus* und *Cruziana* bezeugt.

Définition

Au sens large, le terme générique *Daedalus* [1], qui comporte plusieurs « espèces » assez mal définies, désigne un fossile problématique décrit pour la première fois par Rouault dans le grès armoricain de Bretagne, et d'abord interprété — suivant la tendance de l'époque pour ce genre de fossile — comme « fucoïde » ou « algue *incertae sedis* ». Les *Daedalus* sont des « palmes, quelquefois lisses, quelquefois striées ou cannelées, le plus souvent contournées sur elles-mêmes de toute manière ». Ils coupent ordinairement le sédiment en oblique ou perpendiculairement, le plus souvent groupés en grand nombre, « s'enclavent, se coupent, se traversent, s'anastomosent enfin de toute manière, et sans que ni les uns ni les autres aient rien perdu, soit dans leurs caractères, soit dans la direction de leurs contournements... Une coupe faite à la base d'un pareil groupe nous présente des lignes d'une certaine épaisseur, plus ou moins droites, le plus souvent circulaires, et qui se croisent en tous sens... Une autre coupe, faite à la partie supérieure, nous offre sensiblement la même disposition, mais établie sur une plus grande échelle » (1850 : 736). Par délitage naturel ou provoqué des couches, de telles sections peuvent souvent être observées sans recourir à des coupes artificielles : elles montrent alors l'apparence à laquelle Rouault donnait en 1850, le nom particulier d' « *Humilis* » Ce sont des « crêtes formant... des lignes plus ou moins longues, plus ou moins droites, quelquefois très ondulées... Lorsqu'elles se rencontrent, qu'elles se croisent ou non, elles forment entre elles des angles de toutes sortes. Sur la face opposée de la plaque de grès, on observe les mêmes figures... ; enfin, il n'y a de différence entre ces deux surfaces, dans toutes les parties qui se correspondent exactement, que celle-ci : c'est que, tandis que la première surface nous a offert des reliefs, l'autre, au contraire, ne nous présente que des creux... Si on vient à séparer une de ces plaques suivant l'un de ces reliefs, et par suite l'un des creux de la face opposée, on remarque, sur toute l'étendue de la cassure qui répond à ces lignes, un système de stries fines, régulières, parallèles entre elles et perpendiculaires aux lignes en relief ou en creux des deux surfaces qu'elles relient ainsi » (1850 : 738).

1. Les termes *Vexillum*, *Daedalus* et *Humilis* furent créés ensemble par Rouault pour désigner les diverses apparences du même fossile, ce qui fut reconnu ensuite par Rouault lui-même dans une note posthume publiée par Lebesconte (1883). *Daedalus* fut substitué à *Vexillum* dès 1906 par Sarle, parce que ce dernier terme avait été préemployé pour un Gastéropode par Bolten (Röding) en 1798. Cette substitution doit être conservée, puisqu'aux termes du Code international de nomenclature zoologique, et en l'absence d'une nomenclature ichnologique particulière, la loi de priorité s'applique quand : « avant 1931, un nom est fondé sur le travail d'un animal » (1961 : 26). Le « genre » en question ici ne pouvant plus être considéré comme végétal, mais précisément comme désignant un objet résultant d'une activité animale, ne doit donc pas porter le même nom qu'un animal (qui n'en est certainement pas l'auteur).

Ajoutons que, dans certains cas, et suivant les observations de ROUAULT, il s'adjoint à ce système « une tige rappelant la nervure principale de certains végétaux d'ordre inférieur » (1850 : 733), dont la « palme » prend origine unilatéralement, avec ses stries ou cannelures arquées, d'abord tangentielles, puis peu à peu sensiblement perpendiculaires.

L'apparence générale du fossile, supposé isolé, peut être ainsi, suivant les cas, dite « en nappe », « en cornet », « en fuseau », « en quenouille », etc. (fig. 1). Pour ce qui est de la taille, « la longueur de la tige peut atteindre 50 cm, la longueur de la fronde rampante, 1 m ». L'épaisseur de la tige, cylindrique ou un peu anguleuse, peut atteindre 1 cm tandis que celle de la palme est généralement inférieure.

On doit enfin noter que ces structures, non seulement se recoupent fréquemment elles-mêmes ou sont recoupées par des structures semblables, mais qu'elles peuvent aussi être pénétrées par d'autres « fucoïdes », tels que des Bilobites (*Cruziana* d'Orb., *Fraena* Rouault) et des Scolithes (*Scolithus* Haldeman = *Tigillites* Rouault) ; les premières les traversent horizontalement, les secondes verticalement. LEBESCONTE signale en outre que « dans les couches supérieures, les *Vexillum-Daedalus* sont souvent impressionnés par des Bivalves » (1883, N.I.P. : 53), par quoi il entend sans doute aussi bien des Brachiopodes (un exemplaire du Muséum).

Matériel et description

Outre la région de Rennes, où il avait été découvert, *Daedalus* fut retrouvé dans diverses régions du monde, presque toujours dans des grès cambrosiluriens, souvent en association plus ou moins étroite avec Bilobites et Scolithes. Ainsi :

— en Europe : France (Morbihan, Mayenne, Loire-Atlantique, Montagne noire, Hérault, cf. SAPORTA, 1881-1884 ; LEBESCONTE, 1883 ; COUFFON, 1934 ; THORAL, 1935 ; PÉNEAU, 1946) ; Angleterre (Devonshire, cf. SALTER, 1864) ; Portugal (Serra de Busaco, cf. DELGADO, 1886) ; Bohême (Repora, cf. FRITSCH, 1908) ; Espagne (Sierra Morena, TAMAIN, non publ.) [1] ;

— en Amérique du Nord (région de Rochester, cf. SARLE, 1906) ;

— en Asie : Iraq, grès de Khabour (SEILACHER, 1964) ; DE LAPPARENT [2] l'a aussi récemment découvert en Afghanistan (région de Wardak) ;

— enfin, en Afrique du Nord (Sahara), des exemplaires, appartenant à la collection du Muséum, portent la mention : Mission FILHO (1924), tandis qu'une récente prospection au Hoggar a révélé à MM. BEUF, BIJU-DUVAL et coll. (1971) des gisements d'une incroyable richesse, et que M. MASSA (C.F.P.A.) nous a fourni des objets voisins (?) du néodévonien de Libye (Top Tadrart).

Le « genre » apparaît donc désormais tout à fait cosmopolite, et une étude plus précise de sa signification s'imposait. Nous avons disposé du matériel suivant :

a) *Massif armoricain.* Les collections suivantes ont été étudiées systématiquement : Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et Laboratoire de Géologie de l'Institut catholique de Paris (voir déjà LESSERTISSEUR, 1955) ; Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes (grâce à l'obligeance de M. le Professeur PHILIPPOT) ; Laboratoire de Géologie de la Faculté catholique d'Angers (grâce à l'obligeance de M. LARDEUX). Notons que ces deux dernières collections, très riches, contiennent pour l'essentiel des exemplaires récoltés par ROUAULT et par LEBESCONTE [3] ; elles ont été consultées à l'occasion d'une mission d'étude accordée par le Muséum national d'Histoire naturelle (juillet 1970).

1. Laboratoire de Géologie structurale de la Faculté des Sciences d'Orsay.
2. Laboratoire de Géologie de l'Institut catholique de Paris.
3. Un intéressant exemplaire d'Angers provient de la vallée de l'Ognon près de Félines, dans l'Hérault.

b) *Autres régions.* Les exemplaires et photographies provenant du Hoggar (1966-1967) nous ont été prêtés par MM. Beuf, Biju-Duval et Dubois; ceux de la Sierra Morena orientale par M. Tamain. Quelques échantillons provenant d'Afghanistan (M. l'abbé de Lapparent) ont complété cette information. Nous remercions tous ceux qui ont ainsi contribué directement ou indirectement à notre travail, parmi lesquels M. Conquéré (Laboratoire de Minéralogie du Muséum national d'Histoire naturelle), qui a bien voulu se charger de l'examen minéralogique en lames minces de plusieurs échantillons.

Il résulte de ces observations que les fossiles attribués au genre *Daedalus*, tout en constituant un matériel généralement bien reconnaissable, sont plus variés encore que ne le laisseraient supposer les descriptions antérieures. Cette variété tient sans doute pour partie aux modes divers de fossilisation et aux phénomènes de diagénèse subis par ces fossiles. Mais elle provient surtout d'un polymorphisme intrinsèque : *Daedalus*, comme la plupart des « genres » de cette nature, représente plutôt un groupe labile de formes possibles qu'un objet rigoureusement défini. Il ne nous paraît guère utile d'ajouter pour autant de nouvelles « espèces » à celles, déjà mal délimitées, qui figurent dans la littérature spécialisée. Pour parvenir à le circonscrire et à le comprendre, fût-ce imparfaitement, il convient plutôt d'en chercher d'abord l'unité, la loi de construction. Le problème posé est en somme au premier niveau un problème de géométrie constructive, comparable à celui qui consiste à définir une famille de courbes comme les coniques, ou une famille de surfaces comme les hélicoïdes, en précisant la loi commune suivant laquelle les différentes figures possibles sont engendrées.

Daedalus est, en effet, suivant la définition adoptée dans notre précédent mémoire (1955), une structure « laminaire », c'est-à-dire étendue dans le sédiment suivant deux dimensions principales : si on en néglige l'épaisseur, toujours très inférieure aux autres dimensions, c'est une surface.

Or, une surface peut être idéalement définie par le déplacement d'une ligne, et c'est bien de cette manière qu'il convient de comprendre *Daedalus*, puisque sa « palme » (« fronde » ou « limbe ») présente effectivement des stries ou des crêtes figurées, qui semblent jouer le rôle de génératrices. Bien sûr, en fait, ce ne sont pas des lignes au sens euclidien, puisqu'elles ne sont ni sans épaisseur, ni rigides ou indéformables. Mais l'approximation obtenue par cette image est suffisante. Il convient donc d'étudier : a) ces « lignes » elles-mêmes ; b) la loi de leurs déplacements, c'est-à-dire la construction des surfaces ; c) les diverses apparences qui résultent de cette construction considérée en plan, en projection, en coupe, etc. Ceci fait, il sera bon, avant d'en rechercher l'interprétation, d'examiner de plus près les analogies possibles de *Daedalus* avec d'autres formes fossiles, afin de tenter de le rattacher à un « type de structure » plus général.

a. *Éléments linéaires constituant le Daedalus.* — Les « lignes » figurées sur les surfaces de *Daedalus* peuvent se présenter diversement suivant les exemplaires et suivant qu'il s'agit des lignes qui ornent la surface ou de celles qui en limitent l'étendue.

Les lignes ornant la surface sont tantôt de simples cannelures ou stries régulières, en demi-relief, droites ou arquées, continues ou (rarement) discontinues, divergentes ou sensiblement parallèles à des distances de l'ordre du millimètre, semblant parfois croisées obliquement ou perpendiculairement par une ornementation de stries beaucoup plus fines. Elles froncent le limbe à la manière des plis d'une étoffe, d'où le terme « *Vexillum* » (drapeau) choisi à l'origine par Rouault. Tantôt ce sont des rubans ou sillons plus irréguliers, d'une certaine largeur, qu'on pourrait comparer assez bien à des traces de feuilles ou de

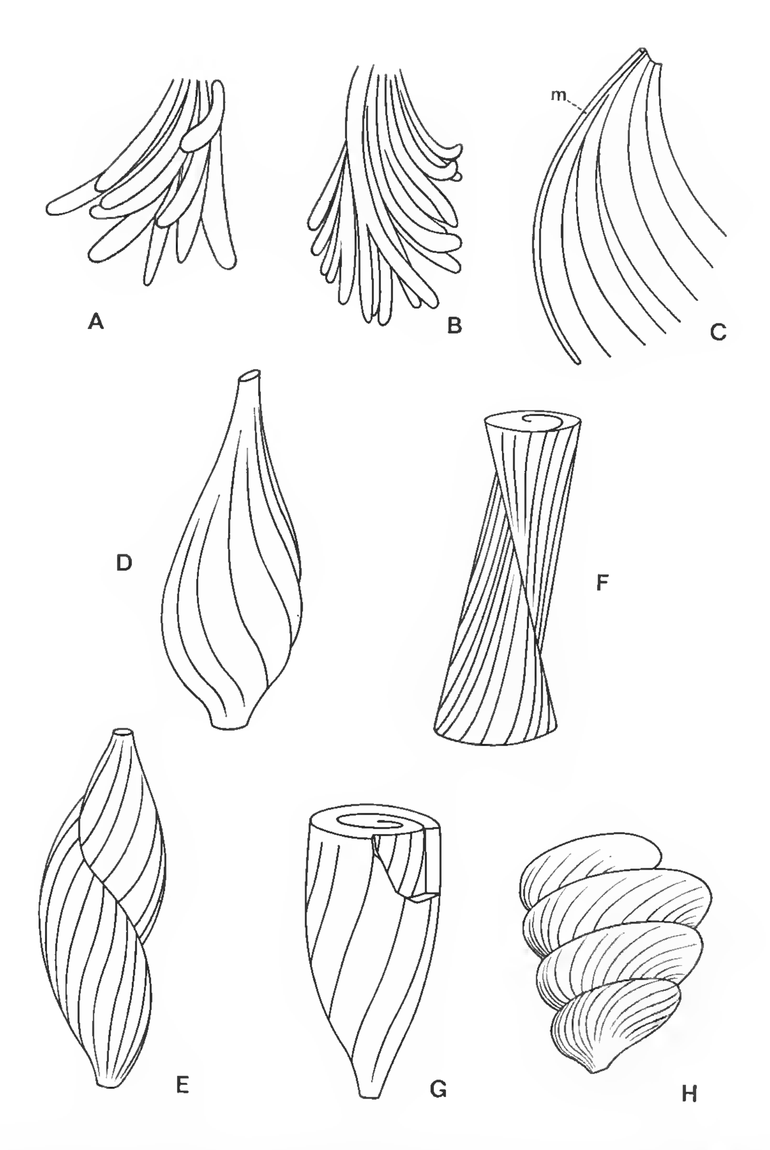


FIG. 1. — Schématisation de divers aspects de *Daedalus*. A et B, formes irrégulières : *Daedalus rouville* (Saporta) ; C, forme « en nappe » : *Daedalus labechei* (*m*, marge ou liseré) ; D et E, formes « en fuseau » et « en quenouille » : *Daedalus desglandi* (Rouault) ; F, forme « en cornet » ou « en cône » : *Daedalus halli* (Rouault) ; G et H, formes « en calice » et « en hélice », non nommées, du Sahara.

plumes ayant balayé une aire, comme dans les genres voisins *Taonurus* (« queue de paon ») ou *Alectorurus* (« queue de coq ») ; tantôt encore de véritables flabellations de tiges pleines, parfois marquées d'annulations ou d'étranglements transversaux ou obliques, donnant dans quelques cas l'aspect de « cellules » plus ou moins régulières, et évoquant les « genres » *Phycodes* ou *Arthrophycus* (= *Harlania*), voire certains *Cancellophycus*. Dans ce domaine, tous les intermédiaires existent, depuis des formes presque lisses ou finement treillissées, jusqu'à des ornementations très grossières, la nature et le grain du sédiment gréseux jouant évidemment un rôle important, mais non le seul, à cet égard. Le plus souvent, on n'observe rien d'autre que ce type d'ornementation.

Mais une autre sorte de « lignes » privilégiées peut venir s'ajouter aux précédentes, localisée aux limites de la fronde : c'est en celle-ci sans doute que ROUAULT croyait voir les « nervures principales » dont il a été question ci-dessus. Ce sont en effet de véritables tiges, pleines ou creuses, bien délimitées, d'épaisseur constante. Dans les formes « en nappe », on peut observer ainsi, du côté convexe de la surface « en coup de balai », un bourrelet (ou un sillon) plus épais, comme il en existe aussi, on le sait, dans certaines formes affines (*Zoophycus*, *Dictyodora*), bourrelet, ou liseré, d'où s'écartent en éventail les stries arquées, plus fines, qui ornent le limbe (fig. 1, C). Dans les formes « en fuseau » ou « en quenouille » (« *Vexillum* » *desglandi* Rouault, fig. 1, D-E), c'est le plus souvent dans l'axe, ou parallèlement à l'axe longitudinal apparent du fossile, qu'on peut observer parfois une véritable « tige » droite, tout à fait semblable à un *Scolithus*, qui traverse ainsi le fossile de part en part, de sorte qu'on pourrait penser qu'il s'agit vraiment d'un *Scolithus* ayant accidentellement perforé le *Daedalus* (comme, on l'a dit, cela est assez fréquent), si cette nervure n'était précisément axiale et si, lorsqu'une cassure permet de s'en rendre compte, on ne voyait le limbe naître latéralement (mais d'un seul côté) le long de cette « tige » (fig. 4, A), comme un drapeau qui se déploie autour de sa hampe ou le test d'un Gastéropode autour de sa columelle. Ce fait est cependant loin d'être général, et nous ne l'avons clairement observé que sur certains exemplaires de cette « espèce ».

b. *Construction des surfaces.* — Les lignes ou flabellations qui constituent le *Daedalus* sont en général serrées ou conjointes, elles définissent une surface. Mais il existe aussi des exemplaires imparfaits, lâches ou disjoints, qui, s'ils ne se rencontraient dans les mêmes conditions de gisement et s'il n'existait des formes de passage, pourraient aussi bien être rapportés à d'autres « genres », en particulier, on l'a dit, à *Phycodes* ou *Arthrophycus* (genres également connus de l'Ordovicien et du Gothlandien : Thuringe, Sahara...). Ces exemplaires sont intéressants, en ce qu'ils semblent présenter en quelque sorte des ébauches du système de construction de *Daedalus*. Tels sont en particulier les « *Daedalus rouvillei* » (Sap.) (massif Armoricain, Hérault, Montagne noire). Les très bonnes études de SARLE (1906), MAGDEFRAU (1932), SEILACHER (1955) nous ont familiarisés avec de telles formes : ce sont des gerbes de tiges, simples ou éventuellement ramifiées, en relief inférieur (hyporelief positif ou convexe) sur les plaques de grès, naissant à partir d'une région-souche ou tronc commun, d'où ils divergent et prolifèrent en éventail, à la manière des rameaux d'un bouquet, pour revenir se perdre en pointes mousses à la surface de la couche d'où le tronc s'était détaché (fig. 1, A-B).

A partir de telles formes irrégulières, on peut comprendre de proche en proche les différents types de *Daedalus* : si, au lieu de s'éparpiller en gerbe, les éléments linéaires cons-

titutifs du fossile sont asservis à un paramètre supplémentaire, de manière à se trouver juxtaposés en une surface conjointe, on aboutit aux formes « en nappe », type qui n'est nécessairement ni régulier, ni plan, car les divers points des génératrices d'une telle surface n'effectuent obligatoirement leur trajet ni dans un plan, ni à la même vitesse. C'est à ces formes que Rouault avait songé en créant le terme « *Vexillum* » (ex. : « *V.* » *labechei*).

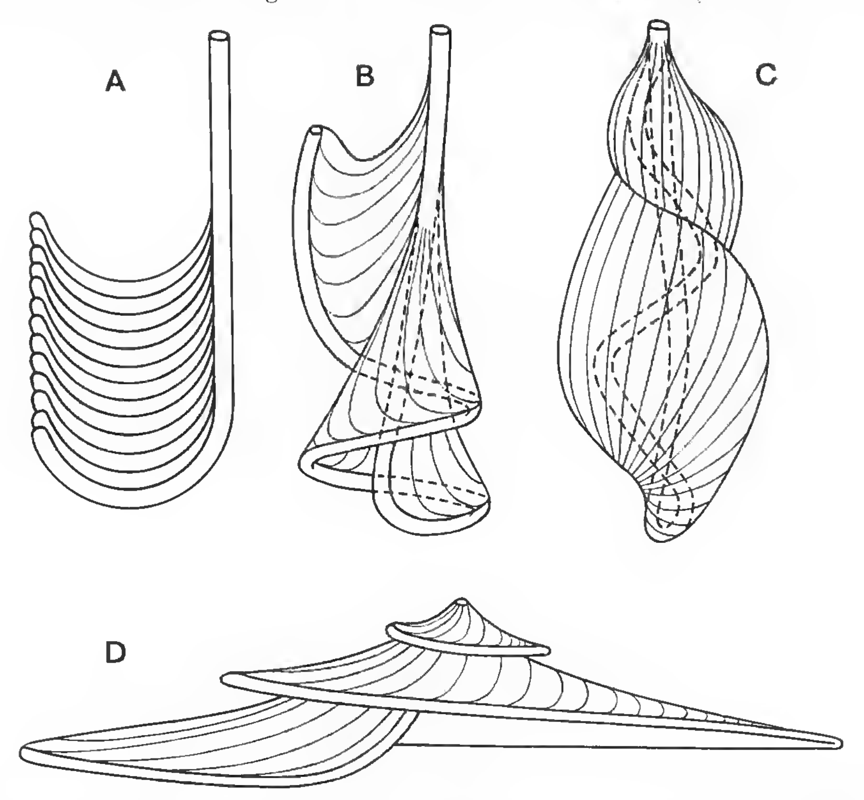


Fig. 2. — Divers types de « spirocônes » pouvant résulter du surcreusement d'un tube initial en J (schéma inspiré de Sarle, 1906). Le principe du mouvement est figuré en A. On reconnaît en B et C deux formes de *Daedalus*, en D, *Zoophycus* ; (ou *Spirophyton*).

Si nous supposons qu'une telle surface a tendance à s'enrouler sur elle-même, c'est-à-dire qu'elle soit engendrée de telle manière que ses génératrices (droites ou courbes) progressent peu à peu dans l'espace sédimentaire selon un mode circulaire, spiral ou hélicoïdal (demeurant, par exemple, tangentes à une spire donnée), on aboutira, avec plus ou moins de rigueur ou de fantaisie, aux divers types (cône, cornet, cylindre, fuseau, quenouille, etc.) que Legrand (1948) désignait du terme général d' « hélicoïdes » et que nous avions, en 1955, baptisés « spirocônes » (fig. 2) ; type connu par ailleurs, nous aurons à le redire, pour d'autres genres fossiles problématiques, tels que *Zoophycus*, *Spirophyton*, *Dictyodora*. Tels sont *Daedalus halli* (type « en cornet » ou « en cône »), *D. desglandi* (type « en fuseau » ou « en quenouille »). L'angle au sommet de ces structures est cependant toujours beaucoup plus aigu que dans le cas des genres précités (0-50° contre 100-180° en général).

c. *Coupes et combinaisons diverses.* — Les descriptions précédentes et les schémas qui les accompagnent s'appliquent en principe à des objets isolés, ce qui n'est presque jamais le cas dans la nature. En fait, les *Daedalus*, on l'a dit et leur nom l'indique, sont presque toujours groupés, entremêlés, entrecroisés dans le sédiment, comme si celui-ci avait été affouillé ou tailladé par l'action indépendante de telles intrusions innombrables. Comme l'avait remarqué ROUAULT, les *Daedalus* ne se dérangent guère l'un l'autre, pas plus, par exemple, que des pistes de promeneurs sur une plage ou des incisions successives de lames tranchantes dans un bloc plastique.

Il est intéressant d'observer les apparences qui résultent de ces substructions complexes, soit sur les délits ou surfaces d'érosion naturelle, soit sur des coupes artificielles transversales ou longitudinales (c'est-à-dire parallèles ou perpendiculaires au sens de la sédimentation).

Des coupes transversales, on l'a dit, s'observent fréquemment dans les conditions naturelles, à la surface des bancs comme sur les surfaces de délit. Ce sont les « *Humilis* » de ROUAULT, genre abandonné par la suite. La même chose s'observe en sciant transversalement les plaques à *Daedalus*. Arcs et arabesques se déploient et s'entrecroisent capricieusement, semblables à des trajets de reptation irréguliers et brusquement interrompus, parfois associés à de petits cercles en « traces de gouttes », qui sont les coupes transversales des « tiges », ou encore de *Scolithus*, auquel, on l'a dit, *Daedalus* peut être associé. Ces lignes, dont l'épaisseur va d'un à quelques millimètres, se trouvent généralement, dans les conditions naturelles, en léger relief sur la face supérieure, en creux sur la face inférieure de la plaque, les deux coupes inférieure et supérieure se correspondant évidemment d'autant mieux que cette plaque est plus mince, et se trouvant reliées par la surface striée du *Daedalus*, suivant laquelle les cassures s'effectuent préférentiellement. Il n'est pas exclu que ce relief soit inverse, soit que l'orientation des plaques ne puisse être déterminée avec certitude d'après les exemplaires en collection, soit que les deux occurrences puissent effectivement se produire (cf. *infra*). Ces crêtes ou sillons ne paraissent pas lisses et réguliers, mais se présentent, à l'œil nu ou à la loupe, grossièrement formés de petits arcs successifs emboîtés (cf. *infra*).

Ce mode de répétition des courbes aux différents niveaux des couches (fig. 3) n'est nullement particulier à *Daedalus* : il est connu chez de nombreux fossiles de traces et a donné fréquemment naissance à des méprises et à des incompréhensions (cf. par exemple *Gyrochorda* Heer, *Palaeochorda marina* Geinitz et toutes les « structures à traverse ») ; il se présente chaque fois que l'on a affaire, non à une perturbation superficielle ou à un simple forage linéaire, mais à une surface de section du sédiment (fig. 8 et 9).

Les *Daedalus* du Hoggar (fig. 1, G-H), dont nous avons vu les photographies en place, contrairement à ceux que nous avons pu voir ailleurs, sont plus isolés ; ils ne se recoupent généralement pas. Aussi, se présentent-ils plutôt à la surface du grès [1] comme des associations de nodules circulaires ou spiralés ressemblant à des tourtes ou à des turbans. Lorsqu'ils s'entrecoupent cependant, ils donnent assez bien l'image des « anneaux olympiques », nom sous lequel les désignaient les géologues de terrain qui les ont découverts.

1. La forme d'ensemble de ces *Daedalus* est assez différente des formes du massif Armoricain ou d'Espagne : ce sont plutôt des cylindres ou des calices peu évasés et ils ne pourraient être aisément rangés dans aucune des espèces décrites jusqu'ici. Leur mode d'enroulement est souvent très remarquable. L'épaisseur de la « fronde » est aussi généralement plus grande (jusqu'à 1 cm).

Plus intéressantes encore que les coupes transversales, parce que point encore décrites jusqu'ici, sont les coupes longitudinales, c'est-à-dire perpendiculaires au sens de la sédimentation. Dans la nature, les plaques ou blocs à *Daedalus* ont évidemment tendance à se débiter suivant les surfaces de section, ce qui, lorsque les exemplaires sont serrés et entrecroisés, donne naissance suivant le cas à des volumes compliqués, ressemblant à des volutes, à des fuseaux, à des cônes emboîtés, parfois disposés tête-bêche, voire à des faisceaux d'aiguilles cristallines accumulés.

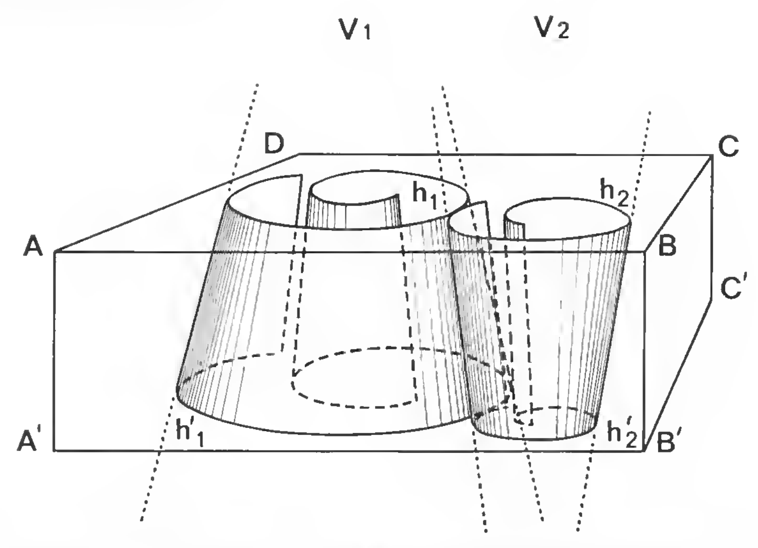


FIG. 3. — Schéma expliquant les rapports de *Daedalus* et d'*Humilis* (au sens de ROUAULT, 1850). Les « vexillums » V1 et V2 coupent les surfaces ABCD et A'B'C'D' suivant des courbes homologues h_1-h'_1 et h_2-h'_2.

Mais, en coupe, la forme peut être beaucoup plus simple. Dans le cas fréquent des formes en « cône » ou « en cornet » (*D. halli*, fig. 1, F), on observe évidemment sur la surface de section à la fois des lignes droites, obliques ou perpendiculaires à la sédimentation, et des lignes coniques, ellipses, paraboles ou hyperboles, dont le sommet peut être dirigé vers le haut ou vers le bas (fig. 4, B). Ces lignes se détachent d'autant mieux que l'orientation statistique du mica, dont on reparlera, les fait souvent paraître brillantes sur le fond plus terne du sédiment [1].

Il est plus difficile de mettre en évidence, sur le matériel dont nous pouvions disposer, le tracé de la coupe des formes « en fuseau », « en quenouille » (*D. desglandi*) ou « en calice ». Nous pensons pourtant que la figure 4, C en donne une image semi-théorique possible, que nous croyons confirmée par une des coupes effectuées sur un exemplaire du Sahara. Mais il faut avouer qu'en général on ne voit rien de très clair, ce qui ne tient peut-être qu'à l'état des pièces dont nous pouvions disposer pour ces coupes (il n'était pas question de couper les plus beaux échantillons de collection !).

1. Une telle coupe peut ressembler beaucoup à celle d'une colonie de *Scolithus*, et plus d'un exemplaire, surtout dans les carottes de forage, a été pris pour tel : un *Scolithus* (ou « *Tigillites* ») est-il autre chose qu'une forme statique de *Daedalus* ?

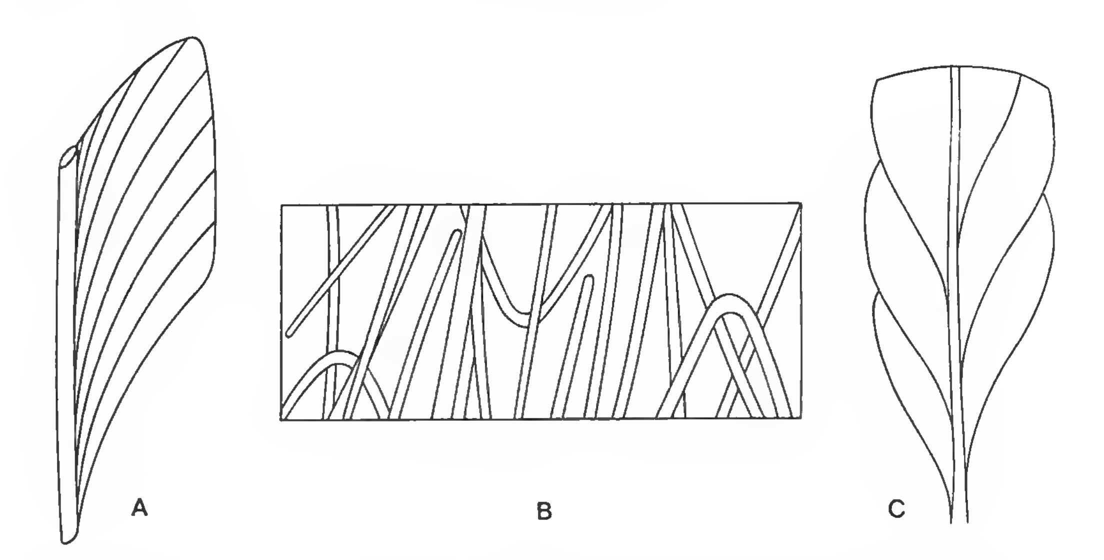


Fig. 4. — En A, rapport de la fronde et de la tige, ou rachis (cf. pl. II, fig. 1). En B, coupe longitudinale à travers une plaque à nombreux *Daedalus halli* : les courbes obtenues sont des coniques (droites, paraboles et hyperboles). En C, coupe longitudinale axiale, semi-théorique, à travers un *Daedalus desglandi* : l'axe du fossile est figuré par le rachis.

Observation microscopique et remarques subséquentes

Quoique l'observation à la loupe ou au microscope de ces structures et coupes nous ait paru au premier abord assez décevante, elle n'est pas cependant sans offrir quelque intérêt. Nous avons pratiqué à la fois l'observation en lumière réfléchie et l'étude sommaire de quelques lames minces (en lumière normale et en lumière polarisée) ; celles-ci furent prises dans deux échantillons provenant de la Sierre Morena, l'un, de couleur rose, à très nombreux *Daedalus halli* s'entrecroisant en tous sens, l'autre, gris, ne montrant pratiquement, du moins dans l'étendue de la coupe, qu'un seul fragment d'un *Daedalus* en forme de tronc de cône.

La roche est, dans les deux cas, un grès quartzite phylliteux, mais, tandis que l'échantillon rose, examiné en lame mince, se révèle contenir localement de larges plages irrégulières d'un ciment d'opale (de formation sans doute postérieure au dépôt), l'échantillon gris est pratiquement dépourvu de ce ciment, et donc essentiellement constitué de grains de quartz et de paillettes de muscovite agglomérés ; il faut ajouter dans les deux cas des granules noirs informes, irrégulièrement répartis, parfois en plages denses ou en masses, intercalés à certains niveaux de la sédimentation (débris de minéraux argileux, débris organiques, hydroxydes de fer ?) [1].

1. L'une de nos lames montre la coupe d'un micro-organisme ovale indéterminable, mais nous n'avons observé clairement ni spicules (comme Lucas, 1938, sur *Cancellophycus*, ou Philippot, 1952, sur *Neantia*), ni foraminifères (comme Canavari, 1910, sur *Zoophycus*).

Notre objectif était de rechercher les différences de nature et de structure entre la matrice rocheuse et le limbe de *Daedalus* [1]. En fait, nous n'avons pas noté de différences appréciables de nature, c'est-à-dire de composition ou de proportions des divers éléments minéraux constituants, comme cela aurait pu être le cas d'après l'exemple relativement comparable des Chondrites (cf. Tauber, 1949). En revanche, des remarques intéressantes peuvent être faites concernant la structure, si l'on veut bien entendre par là l'orientation des éléments. Les grains de quartz étant sensiblement globuleux (c'est-à-dire sans dimension préférentielle) ne peuvent évidemment guère montrer d'orientation particulière, mais la muscovite, présente en très abondantes paillettes, de par la forme aplatie de ses cristaux, permet de mettre en évidence de telles orientations.

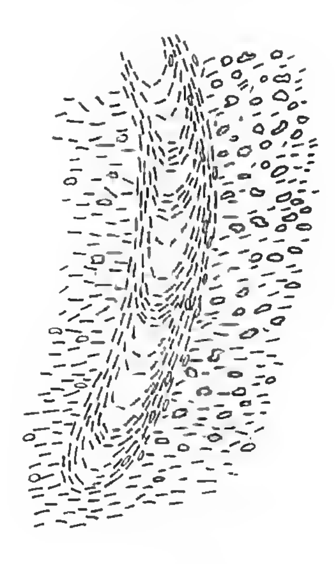


Fig. 5. — Schéma de la coupe d'un bord du limbe de *Daedalus*, montrant la disposition en arcs, rendue visible par l'orientation statistique des paillettes de mica (× 5 env.).

Dans la roche elle-même, les paillettes sont réparties au hasard, mais statistiquement orientées plutôt parallèlement à la sédimentation. Dans le limbe, au contraire, elles sont réparties surtout vers les bords, où elles s'orientent parallèlement à la surface du limbe, c'est-à-dire en général perpendiculairement à la sédimentation ; dans l'épaisseur même du limbe, une observation attentive révèle, au moins dans les coupes horizontales, une disposition grossière, mais nette, en petits arcs parallèles, serrés et emboîtés (fig. 5).

Ainsi se trouvent confirmés ou expliqués plus clairement certains phénomènes observables à l'œil nu ou à la loupe, et dont plusieurs ont été incidemment signalés ci-dessus :

— La disposition en arcs correspond à ce que révèle l'observation des « *Humilis* » (au sens de Rouault, 1850) : ces coupes naturelles de *Daedalus* montrent en effet que le limbe est formé par la compaction de petites écailles successives de sédiment repoussées les unes contre les autres dans un sens déterminé, comme par le travail de tassement progressif d'un instrument plutôt contondant que perforant.

1. Nous n'avons pu étudier microscopiquement la coupe d'une « tige », puisque cet élément n'existe pratiquement jamais sur *Daedalus halli*.

— L'enrichissement en mica, disposé suivant sa longueur sur les bords des surfaces limitant le limbe, explique que celui-ci ait souvent tendance à se détacher de la roche qui le contient, comme cela se produit habituellement, soit dans les conditions d'érosion naturelle, soit lorsqu'on casse un échantillon contenant des *Daedalus* ; souvent même, le limbe s'écaille et se détache en fragments plus ou moins importants.

— En coupe transversale (c'est-à-dire parallèle à la sédimentation), les aires non affectées par *Daedalus* apparaissent, sous une lumière convenable, comme des surfaces brillantes (puisque la muscovite s'y trouve statistiquement disposée à plat) ; les aires correspondant aux coupes de *Daedalus* apparaissent au contraire ternes, puisque les paillettes y sont plutôt disposées de chant ou obliquement. La section d'un échantillon riche en *Daedalus* montre ainsi des plages irrégulièrement brillantes et ternes.

— En coupe longitudinale, l'inverse se produit : les lignes correspondant aux sections de *Daedalus* paraissent plus ou moins brillantes à la lumière, d'autant plus que la coupe passe plus près du bord du limbe, où le mica est abondant et disposé très à plat.

Bien entendu, ces phénomènes ne peuvent être observés sur les échantillons dont la roche constituante ne contient pas de mica. Par exemple, il est tout à fait impossible de les mettre en évidence sur les exemplaires rapportés d'Afghanistan par M. l'abbé de Lapparent, alors qu'ils sont reconnaissables même à l'œil nu sur la plupart des exemplaires d'Espagne ou du massif Armoricain (qui semblent d'ailleurs présenter des conditions très voisines).

Formes voisines ou comparables

Avant d'aborder enfin le point délicat de l'interprétation de ces objets, il est essentiel de signaler que le problème qu'ils posent n'est pas isolé. Il existe en fait toute une catégorie de fossiles plus ou moins analogues [1], grâce auxquels on peut rattacher *Daedalus* à un « type de structure » plus général, et tenter d'en saisir ainsi avec quelque vraisemblance la signification.

Le cas le plus net est le groupe « *Dictyophytum* » *liebeanum* [2] — *Palaeochorda marina* — *Crossopodia henrici* Geinitz, 1867, du Culm (Carbonifère) de Thuringe et de Carinthie [3] (fig. 6). Il s'agit, comme l'a montré Zimmermann, 1892, de trois constituants d'un même ensemble : la « fronde » *Dictyodora s.s.*, finement costulée et treillissée, maintes fois repliée et recroisée sur elle-même, s'élance à partir d'une « tige », « rachis », « liseré » qui montre ici une structure annelée (« *Crossopodia* »). Sur une surface horizontale ou coupe naturelle, le fossile présente des lignes très sinueuses, s'emmêlant vers un centre en un peloton inextricable, résolu en méandres de plus en plus larges vers la périphérie (« *Paleochorda* »). L'ensemble constitue une sorte d'hélicoïde complexe beaucoup plus petit (une dizaine de centimètres) et plus ouvert au sommet (environ 120°) que *Daedalus*, mais de construction fondamentalement semblable [4]. Il suffit, en effet, par convention, en modifiant légèrement

1. Rien de semblable n'est malheureusement connu avec certitude dans la nature actuelle.
2. *Dictyophyton* Hall, 1863, n'étant sans doute pas comparable, le terme *Dictyodora* Weiss, 1884, doit ici être préféré.
3. Connu également en Angleterre et dans les Balkans.
4. Surtout chez *Dictyodora simplex* Seilacher, 1955, du Cambrien du Pakistan (fig. 9).

les définitions de ROUAULT, 1850, de restreindre le terme « *Vexillum* » à la « tige » du *Daedalus* (donc d'en exclure la « fronde »), pour être autorisé à établir entre les diverses parties des deux fossiles la correspondance rigoureuse suivante :

Fossile	*Daedalus* (s.l.)	*Dictyodora* (s.l.)
Tige (ou rachis)	*Vexillum*	*Crossopodia henrici*
Palme (ou fronde)	*Daedalus*	*Dictyodora liebeana*
Coupe transversale	*Humilis*	*Palaeochorda marina*

Si on néglige alors les différences considérées comme secondaires on aboutit à un schéma unique. Or, ce schéma, si on fait abstraction de toute référence à la forme de ses éléments et à la multiplicité des termes employés, peut être assimilé à son tour à un « type de structure » bien connu, dit « à traverse » (DOUVILLÉ, 1907) (all. « *Spreite* »), qui ne comprend que deux parties : 1° un tube ou tunnel (tige, bord, rachis, ourlet, liseré), perforant le sédiment, et d'un seul côté, duquel naît : 2° une surface de coupe produite par le déplacement d'une génératrice courbe, tangente à ce tube, surface qui simule assez bien dans le sédiment la trace que pourrait laisser une bêche (film, nappe, limbe, traverse, septum, fronde, palme, phyllome).

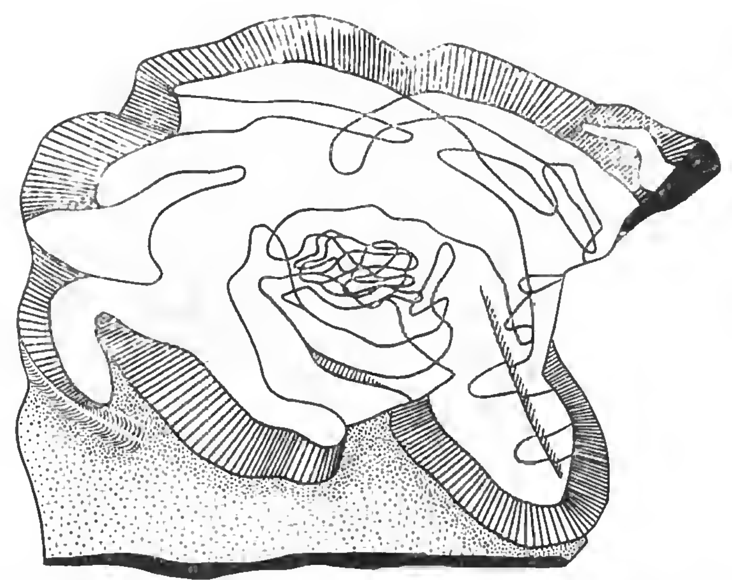


FIG. 6. — *Dictyodora liebeana* (Geinitz), du Culm de Carinthie (d'après ZIMMERMANN). La fronde, ou « *Dictyodora* » s. str. finement costulée, dessine un hélicoïde complexe, se repliant sur lui-même et pouvant se recroiser. En coupe transversale, les bourrelets désignés par GEINITZ comme « *Palaeochorda marina* » décrivent des lignes sinueuses, emmêlées vers le centre en un peloton confus, tandis qu'elles s'élargissent et se débrouillent vers la périphérie, suivant des spirales ou des méandres, qui se correspondent à peu près en figures semblables sur des coupes prises à des niveaux différents. Enfin, le liseré, plus large et présentant une structure annelée, est le « *Crossopodia henrici* » de GEINITZ.

Pour compléter les données nécessaires à l'interprétation, rappelons encore que ces fossiles peuvent se croiser en tous sens sans changement de direction et qu'ils ne semblent contenir aucune substance d'origine végétale, mais présentent parfois dans leurs éléments constituants une texture et une composition relative différentes de celles de la matrice (par exemple, la proportion et la direction statistique des paillettes de mica dans la fronde de *Daedalus*, déjà signalée par ROUAULT) [1].

De nombreux fossiles, de configuration variée, répondent à une telle définition. En nous aidant du récent « Treatise of Invertebrate Paleontology » de MOORE (part. W, article HÄNTZSCHEL, 1962), auquel nous renvoyons pour plus ample information, nous en avons dressé l'inventaire suivant. Les genres y sont d'abord classés en fonction de la forme et de la direction longitudinale du tube (rachis). Lorsque la disposition précise est inconnue, on peut l'inférer avec plus ou moins de vraisemblance de celle des autres éléments connus, par exemple de celle de la fronde ou de la coupe du fossile : une même catégorie peut en effet présenter plusieurs modes de fossilisation, par exemple en creux, en plein relief, en demi-relief, en coupe, ... A l'intérieur de chaque groupe, nous avons conservé l'ordre alphabétique (choisi par HÄNTZSCHEL).

1 — *Forme en J ou en U* (voir aussi DUBOIS et LESSERTISSEUR, 1964) : *Arthraria* Billings, 1864 ; *Arenicoloides* Blanckenhorn, 1916 ; *Bifungites* Desio, 1940 ; *Cavernicola* Bentz, 1929 ; *Corophioides* Smith, 1893 ; *Diplocraterion* Torell, 1870 ; *Ephemerites* Abel, 1935 ; *Glossifungites* Lomnicki, 1886 ; *Glossophycus* Saporta et Marion, 1881 ; *Lissonites* Douvillé, 1910 ; *Rhizocorallium* Zenker, 1836 ; *Teichichnus* Seilacher, 1955 ; *Upsiloides* Byrne et Branson, 1941 ; *Vexillum* Rouault, 1850 (*non* 1883).

2 — *Forme en hélicoïde régulièrement croissant : Alectorurus* Schimper, 1869 ; *Cancellophycus* Saporta, 1873 ; *Physophycus* Schimper, 1869 ; *Spirophyton* Hall, 1863 ; *Taonurus* Fischer-Ooster, 1858 ; *Zoophycus* Massalongo, 1855.

3 — *Forme en hélicoïde complexe et irrégulier* (c'est le type qui nous intéresse le plus ici) : *Daedalus* Rouault, 1850 ; *Dictyodora* Weiss, 1884 ; *Dictyophytum* Geinitz, 1867 ? ; *Humilis* Rouault, 1850 ; *Vexillum* Rouault, 1883 (*non* 1850).

4 — *Forme en verticille* (de petites « feuilles », dont chacune présente la disposition 1, sont groupées en spire autour d'un axe commun) : *Gyrophyllites* Glocker, 1841.

Naturellement, à l'intérieur de chacune de ces catégories, et parfois entre elles, certains termes peuvent être certainement ou vraisemblablement placés en synonymie. La liste n'en prouve pas moins l'abondance et la variété des formes connues de ce type, et le problème de leur interprétation s'en trouve à la fois singulièrement élargi et clarifié, car, si ce groupement n'est pas artificiel (et les critères choisis sont assez clairs et assez précis pour ne pas permettre qu'il le soit — sauf exception), l'analyse des formes les plus simples doit, suivant une méthode rigoureusement cartésienne, nous permettre d'accéder par degrés à la compréhension des plus compliquées.

On peut joindre à cette liste bon nombre de « genres » qui possèdent avec ces structures certains caractères communs ou certaines analogies, ou présentent avec elles des termes de passage [2]. Tels sont : *a*) des bouquets de tiges ou flabellations en relief, groupées à leur base, divergentes vers leur extrémité, souvent entremêlées ou entrecroisées, comme

1. Ces conditions sont évidemment nécessaires pour éliminer autant que possible la confusion avec des restes végétaux, dont la forme est parfois voisine.

2. Ces analogies sont parfois si étroites qu'elles ont pu amener la confusion des genres. Ainsi, *Vexillum rouvillei* Saporta, 1884, est pour HÄNTZSCHEL un *Phycodes*.

Arthrophycus Hall, 1852 = *Harlania* Goeppert, 1852, *Lycrophycus* Twenhofel, 1928, *Phycodes* Richter, 1850 (*non* Milne-Edwards, 1869) (fig. 7) [1] ; *b*) des sillons ou tunnels de trajet méandriforme, se répétant parallèlement à différents niveaux de sédimentation (cf. les « *Humilis* » de ROUAULT) : *Gyrochorte* Heer, 1865, les « Zopfplatten » des auteurs de langue allemande (fig. 8) ; *c*) enfin certains « *Chondrites* » (s.l.) [2] montrant occasionnellement ou normalement des « feuilles » comparables à celles de *Gyrophyllites* ou des « traverses » interramulaires, tels *Hydrancylus* Fischer-Ooster, 1858, certains *Muensteria* Sternberg, 1833 (voir aussi SQUINABOL, 1890 ; FUCHS, 1891 ; et notre figure 38, I-J, *in* : 1955 : 65).

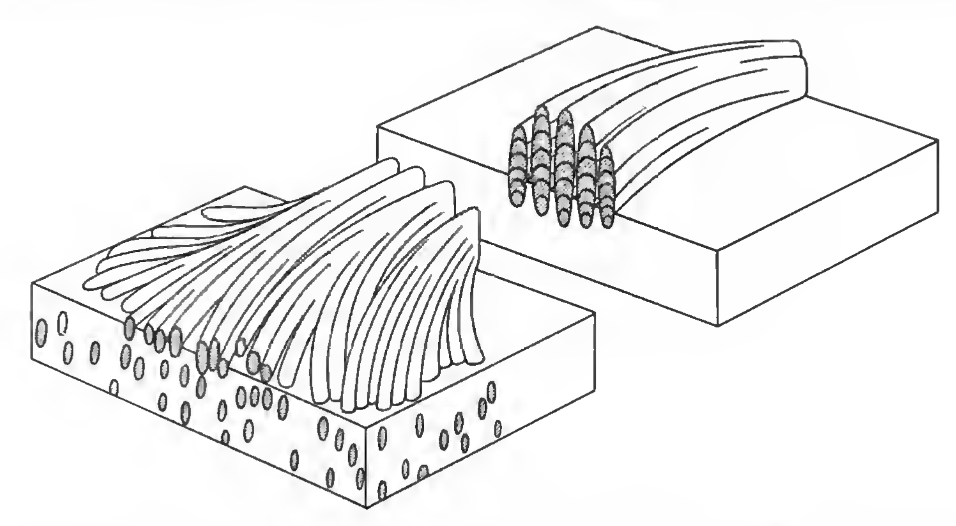


FIG. 7. — *Phycodes circinnatum* Richter, de l'Ordovicien de Thuringe (d'après A. SEILACHER, 1955). Remarquer la ressemblance, et peut-être l'identité générique, avec *Daedalus rouvillei* Saporta, ainsi qu'avec *Harlania* Göppert (= *Arthrophycus* Hall).

Interprétation

Les interprétations données de tous ces fossiles varient évidemment suivant l'apparence de l'objet, la nature de la roche, l'état de la science à l'époque considérée, les connaissances, la forme d'imagination, le degré d'approfondissement de l'étude de l'auteur qui les a proposées. En gros, elles se ramènent à quatre chefs essentiels : 1° végétaux (Algues ou « fucoïdes ») ; 2° corps organiques (Spongiaires, Cœlentérés) ; 3° traces d'origine physique (« tourbillons », « structures de pression », traces de montée de bulles gazeuses) ; 4° traces d'activité d'organismes (terriers de pontes, de nutrition ou d'habitation).

1. SARLE 1906 *a* et *b*, le premier à avoir saisi avec quelque précision la construction et la signification exactes de ces fossiles (cf. *infra*), confond dans la même explication : *Arthrophycus*, *Daedalus* et « *Taonurus* ».

2. Les « Chondrites » (*Chondrites* Sternberg, 1833 = *Fucoides* Brongniart, 1823, etc.) sont, au sens strict, des fucoïdes en forme d'arbuscules réguliers, disposés dans le plan des couches et présentant à divers niveaux de sédimentation des branches de diamètre constant et de trajet généralement « phobotaxique », maintes fois ramifiées par dichotomie, et unies perpendiculairement à travers le sédiment par une tige commune. L'aspect serait à chaque niveau comparable à des algues disposées dans un herbier, à condition d'admettre, remarque R. RICHTER, 1931, « que les rameaux soient extensibles et puissent, par leur longueur, se conformer à l'espace utilisable ».

Les trois premières de ces interprétations, maintes fois discutées (voir historique sommaire, en particulier *in* : LESSERTISSEUR, 1955, et *in* : OSGOOD, 1970), encore que certaines aient pu se maintenir occasionnellement jusqu'à nos jours (KORN, 1929 ; LUCAS, 1938 ; DESIO, 1940 ; MAUBEUGE, 1949 ; BISCHOFF, 1968 ; PLICKA, 1968, 1970), ne valent

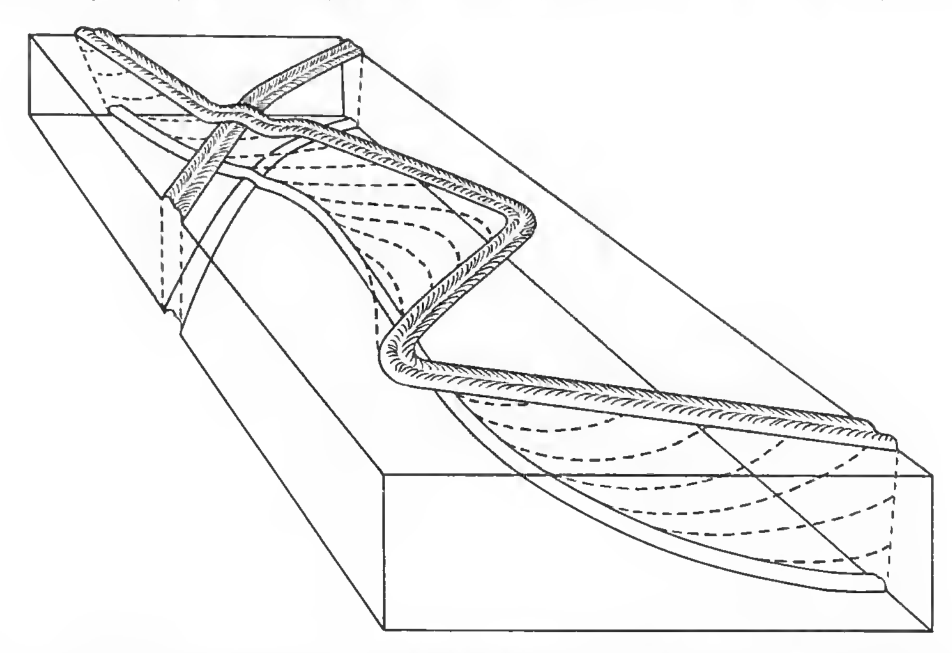


FIG. 8. — *Gyrochorda comosa* HEER, des « plaques à tresses » (« Zöpfplatten ») du Lias-Jurassique allemand (d'après SEILACHER, 1955). Ces traces, surtout étudiées par W. WEISS (1940), illustrent d'une façon relativement simple le « principe de répétition verticale », également en jeu dans *Daedalus* ou *Dictyodora*. Suivant l'interprétation de SEILACHER, « l'animal vermiforme devait se mouvoir en position inclinée par rapport à l'axe de son corps : le sédiment était rejeté, à mesure du trajet parcouru, par petites portions, vers l'arrière et dorsalement » (p. 382). La queue, se trouvant ainsi en position plus basse (ou plus profonde) que la tête, suivait passivement : c'est pourquoi, contrairement à *Dictyodora* (fig. 9), les méandres sont moins accentués sur la couche inférieure des plaques (où ils apparaissent en creux) que sur la couche supérieure (où ils apparaissent en relief). De plus, à la différence de *Daedalus* ou de *Dictyodora*, le mouvement n'était pas asservi ou « guidé » par une galerie préétablie, servant « d'axe de référence » au mouvement, mais s'effectuait librement dans le sédiment.

guère la peine d'être longuement développées ici. L'histoire et la critique de ces hypothèses impliqueraient d'ailleurs un rappel des violentes querelles suscitées par l'interprétation des « fucoïdes » au cours de la période 1870-1910, et où les noms de DAWSON, NATHORST, MUNIER-CHALMAS, BUREAU, J. F. JAMES, FUCHS, SARLE,... seraient opposés à ceux de HALL, ROUAULT, LEBESCONTE, DE SAPORTA, SCHIMPER, DELGADO,...

Émise pour la première fois par FUCHS (1895) qui, par analogie de forme avec certaines pontes de Mollusques, en faisait des terriers ovigères, l'interprétation des « hélicoïdes » comme trace d'activité animale fut proposée sous une forme plus sérieuse par C. J. SARLE (1906). C'est son schéma qui devait être repris par la plupart des auteurs postérieurs : les hélicoïdes doivent s'interpréter comme des surfaces formées par le déplacement successif et de proche en proche dans le sédiment, alors meuble, d'un tunnel tubulaire initial, généra-

lement en forme de J. Le « rachis » (ou tige) correspondrait à la branche fonctionnelle du J ; le limbe (ou fronde), aux étapes de creusement et de remblaiement successifs ; les côtes et costules incurvées, à la trace mécanique de ce travail. Lorsque l'ourlet (ou liseré) existe, il représenterait la dernière galerie non remblayée, en laquelle convergent toutes les autres,

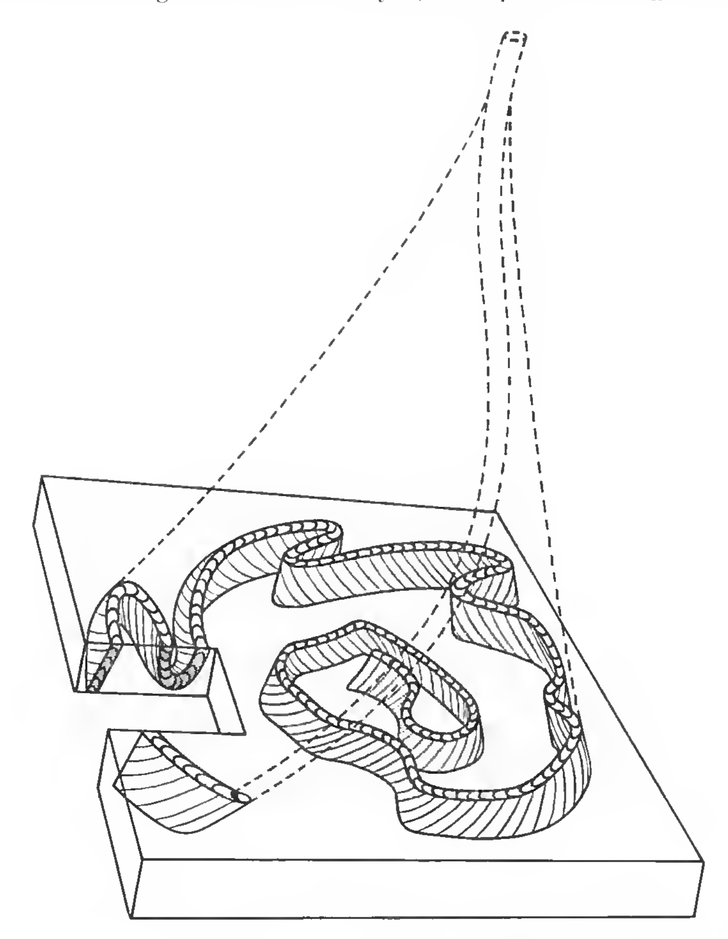


FIG. 9. — Reconstitution de *Dictyodora simplex* Seilacher, du Cambrien du Pakistan (d'après SEILACHER, 1955). Même type de construction que *Daedalus*.

et le lieu d'habitation ultime de l'animal : il a ainsi la même signification que le rachis, avec lequel il est en continuité, alors qu'il diffère en largeur et structure de la surface de la fronde ou de sa coupe, laquelle représente les étapes antérieures rebouchées et abandonnées par suite de l'approfondissement ou du cheminement progressif du tunnel dans le sédiment (fig. 2).

Les conséquences les plus fines du schéma de SARLE furent vérifiées par les observations des autres auteurs, et confirmèrent en particulier celles de ZIMMERMANN (1892) sur *Dictyodora*, que SARLE n'avait pas connues. Ce schéma est devenu classique, depuis que des

auteurs comme Douvillé (1907), Hundt (1932), Abel (1935) l'ont accepté, suivis par tous les auteurs plus récents : Seilacher (fig. 9), Lessertisseur, Häntzschel, Osgood...

Mais de nouvelles précisions peuvent lui être apportées. Supposons d'abord un segment de droite, ou un arc de cercle à grand rayon, progressant dans un plan en effectuant une rotation autour d'une extrémité : il balaie un certain angle (rectiligne ou curviligne),

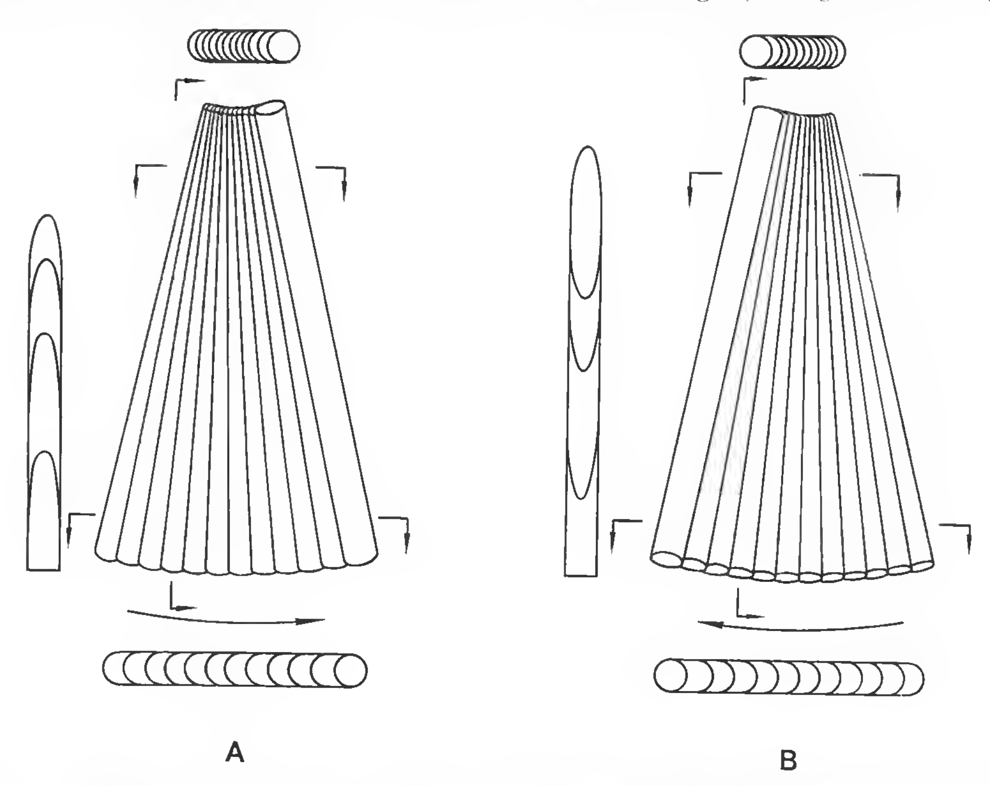


Fig. 10. — Mode de génération d'un « limbe » par rotation d'un cylindre autour d'un point imaginaire situé dans le plan de son déplacement. Seules, certaines positions disjointes sont effectivement représentées. En A, le déplacement s'effectue de gauche à droite ; en B, de droite à gauche. A gauche de chacune des figures, coupe longitudinale aux niveaux indiqués ; au-dessus et au-dessous, coupes transversales. Les arcs résultants sont orientés en sens inverse dans les deux cas.

et il sera indifférent pour la figure obtenue que cette rotation se fasse dans un sens ou dans l'autre (ou même tantôt dans l'un, tantôt dans l'autre). Il en sera de même, si la ligne, au lieu d'effectuer sa rotation dans un plan, l'effectue suivant une surface donnée quelconque dans l'espace, par exemple un cône. Si, plus concrètement, nous remplaçons la droite par un cylindre — s'il s'agit par exemple de la galerie d'habitation rectiligne d'un annélide fouisseur décalant progressivement son tube dans le sédiment, soit dans un sens, soit dans l'autre — la seule différence entre les deux cas sera que les états successifs du cylindre se trouveront détruits au fur et à mesure de la progression, soit de droite à gauche, soit de gauche à droite. Si cette destruction progressive n'est pas totale, c'est-à-dire si certaines positions seulement du système (et non une infinité de positions conjointes) sont effectivement représentées, les por-

tions subsistantes des tubes abandonnés (à supposer qu'aucune autre perturbation n'intervienne par suite de la grossièreté ou de la compacité du sédiment, qu'on suppose ici infiniment fin et fluide) se présenteront en coupe comme des croissants dont les convexités, vues du même côté, seront inverses dans un cas et dans l'autre, et d'autant plus étroites que les éléments seront plus serrés et que la coupe passera plus près du sommet de la figure (fig. 10). Si en outre la taille de l'animal, et par conséquent le diamètre du cylindre, s'accroît avec le temps, l'épaisseur de la coupe ira croissant, soit dans le sens des concavités, soit dans le sens des convexités des arcs résiduels successifs.

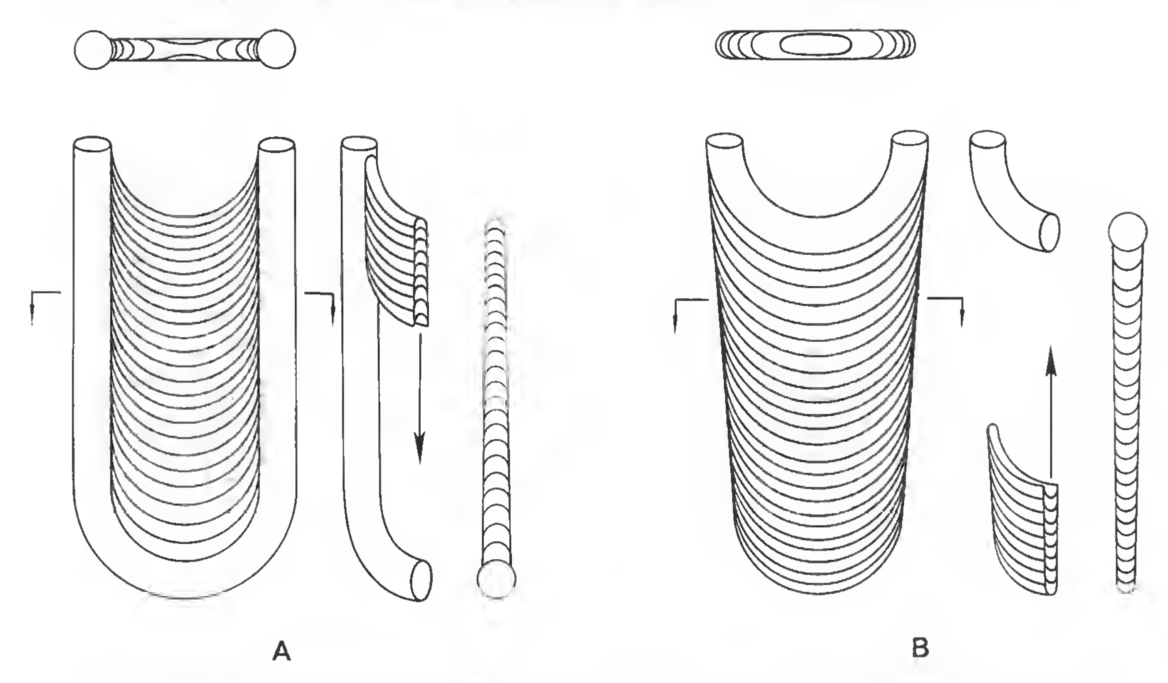


Fig. 11. — Schéma des modes de creusement protrusif (A) et rétrusif (B), dans le cas d'un tube en U à traverse (inspiré de Seilacher et d'Osgood). Les coupes transversales (en haut) et longitudinales (à droite) sont figurées dans les deux modalités.

Plusieurs auteurs ont appliqué ce raisonnement au cas, mieux connu dans les faits, d'un tube en U, galerie de forage ou d'habitation d'un animal dont les exigences physiologiques (respiration, circulation d'eau ou de particules nutritives) imposent que les deux extrémités soient ouvertes à la surface. Si nous supposons vertical ce tube, ce qui est un cas très fréquent par suite de l'anisotropie du milieu due à la pesanteur et à la sédimentation, et aussi des conditions intrinsèques de l'activité animale (par exemple, géotropisme), le résultat du travail d'affouillement progressif du tube sera différent suivant qu'il a lieu dans l'un ou l'autre sens.

Si le creusement se fait de haut en bas (pour répondre, par exemple, à l'allongement de l'animal ou à l'érosion progressive du sédiment) ses étapes successives détruiront à mesure les états antérieurs de l'arc dans sa partie moyenne suivant sa concavité (comme un méandre creuse les berges d'un fleuve), tandis que la nouvelle galerie fonctionnelle continuera d'uti-

liser les branches verticales précédentes de l'U, qui ne seront nullement détruites, mais au contraire progressivement consolidées et allongées (voire élargies si le diamètre de l'animal s'accroît) à mesure du surcreusement. Les apparences résultant de la coupe longitudinale ou transversale d'un tel système (type « U en U » de R. Richter), connues à l'état fossile, sont représentées schématiquement sur la figure 11, A.

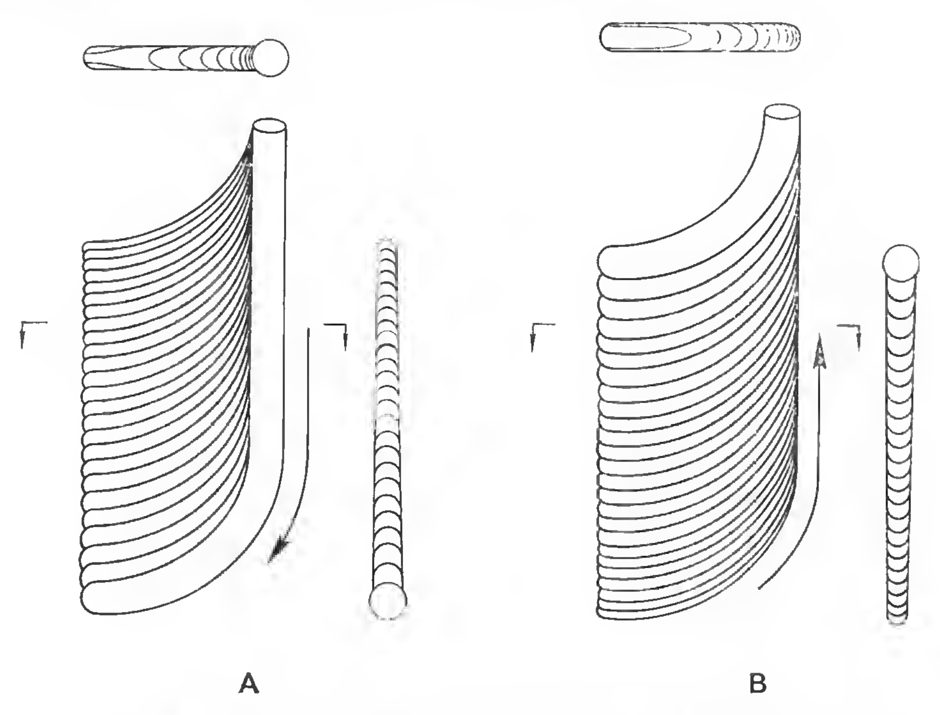


Fig. 12. — Même schéma que figure précédente, dans le cas d'un tube en J. En A, mode protrusif ; en B, mode rétrusif.

Si au contraire le creusement se fait de bas en haut, par exemple pour répondre à l'accumulation progressive du sédiment au cours du temps, chacun des arcs successifs érodera le précédent par sa convexité, ne conservant pratiquement rien de la galerie antérieure, si bien qu'elle se trouvera détruite en quelque sorte d'elle-même à mesure de l'exhaussement, laissant subsister seulement un film de traces arquées non limité par un cylindre. Les coupes longitudinale et transversale d'une telle structure sont schématisées sur la figure 11, B.

Cette distinction de deux modes de recreusement ou d'affouillement d'une galerie linéaire, dits respectivement « protrusif » et « rétrusif », déjà implicite dans l'article de Sarle, n'a été clairement développée que depuis Seilacher (1951 sq.) et reprise par la plupart des auteurs ultérieurs qui ont étudié ce type de fossiles (par exemple Häntzschel, 1962 ; Goldring, 1963 ; Osgood, 1970). Il suffit de la généraliser au cas d'une galerie de forme quelconque, en particulier d'une galerie en J (fig. 12). Celle-ci, s'enroulant plus ou moins capricieusement sur elle-même au cours de son déplacement, donnera naissance

aux divers types et aux diverses occurrences possibles de formes complexes comme *Daedalus* ou *Zoophycus*.

Bien entendu, il faut ajouter qu'un même terrier peut être successivement protrusif et rétrusif, ou l'inverse, ou encore à la fois protrusif selon une direction (horizontale par exemple) et rétrusif selon une autre (verticale par exemple). On voit à quelles complications possibles on peut aboutir, et il nous paraît inutile de nous étendre davantage sur les variantes multiples.

L'important est de comprendre qu'une même figure géométrique d'ensemble peut, à quelques détails près, être engendrée dans chaque cas par deux procédés opposés (fig. 13). Les détails permettant à la rigueur de les distinguer sont : orientation et gradient de densité des « croissants » éventuellement visibles sur les coupes longitudinales et transversales : variations d'épaisseur du limbe et, surtout, position initiale ou finale du tube (lorsqu'il est conservé).

Nous nous étions longtemps demandé pourquoi celui-ci — duquel ROUAULT parle longuement sous le nom de « tige » ou de « nervure principale » (parce qu'il lui paraissait être un élément essentiel de son interprétation botanique) — est en fait rarement conservé dans les exemplaires, pourtant très nombreux, que nous avons pu examiner. La réponse à cette question nous paraît maintenant assez claire. C'est que, d'une part, lorsqu'on a affaire à des structures aussi étendues et compliquées que *Daedalus*, ce tube ne représente qu'une très petite partie de l'ensemble, qui ne peut être vue qu'à l'une des limites spatiales réelles du système entier ; d'autre part, surtout dans le cas du mode de surcreusement rétrusif (que SARLE n'avait pas envisagé explicitement dans ses reconstitutions de *Daedalus*), le tube est soumis à quantité de conditions de destruction : sa fragilité (il est creux, alors que les éléments de la traverse sont pleins, puisqu'elle résulte du rejet et de la compaction du sédiment repoussé) ; le fait que, dans toute forme verticalement rétrusive, il se trouve détruit à mesure par la loi même de sa construction (alors qu'il est en partie conservé et consolidé dans le mode protrusif) ; enfin, le fait que les sédiments où se trouvent les *Daedalus* présentent généralement une stratification irrégulière, alternative ou entrecroisée, telle qu'on peut supposer que le plus souvent la partie supérieure des terriers eut été détruite : a-t-on jamais trouvé incontestablement ce qu'on pourrait considérer comme l'ouverture réelle d'un *Daedalus* ?[1] ; or, au moins dans le cas de formes verticalement rétrusives, c'est dans cette partie supérieure que devait se trouver le tube d'habitation de l'animal. C'est donc plutôt dans le cas contraire (construction verticalement protrusive) qu'on a une chance de retrouver tout ou partie de ce tube, soit sous forme de « liseré » horizontal ou oblique, soit sous forme d'axe vertical. C'est ce premier cas qui explique sans doute que ROUAULT (1883) signalait que la tige se rencontre normalement à la base du fossile (« tige rampante »), tandis que la fronde qui s'en dégage vers le haut en est généralement dépourvue.

La distinction plus clairement comprise des deux types de recreusement protrusif et rétrusif permet aussi de corriger une remarque à laquelle nous attachions, dans notre mémoire de 1955, une certaine importance quant à l'interprétation des « spirocônes ». Nous avions été frappé du fait que, dans la plupart des descriptions et figurations anciennes

1. Nous connaissons dans quelques cas la forme de l'ouverture de tubes en I ou en U (cf. les « genres » *Monocraterion*, *Diplocraterion*, et peut-être aussi *Bifungites*, voir DUBOIS et LESSERTISSEUR, 1964).

— exceptée celle de Sarle — et même dans certaines plus récentes (Fritel, 1925 ; Antun, 1950 ; H. et G. Termier, 1952) ces structures, lorsqu'elles présentaient un évasement progressif en cône ou en cornet (non seulement *Daedalus*, mais aussi, par exemple, *Spirophyton* ou *Zoophycus*) étaient le plus souvent orientées la pointe en bas, ouvertes vers le haut, et ceci malgré nos observations et certains autres témoignages formels du contraire (Lucas, 1938 ; Legrand, 1948). Nous avions cru qu'il n'y avait là qu'une erreur logique due à l'interprétation de ces structures comme végétaux ou autres corps organiques (Spongiaires ou Cœlentérés), supposés croître avec le temps en direction ascendante [1].

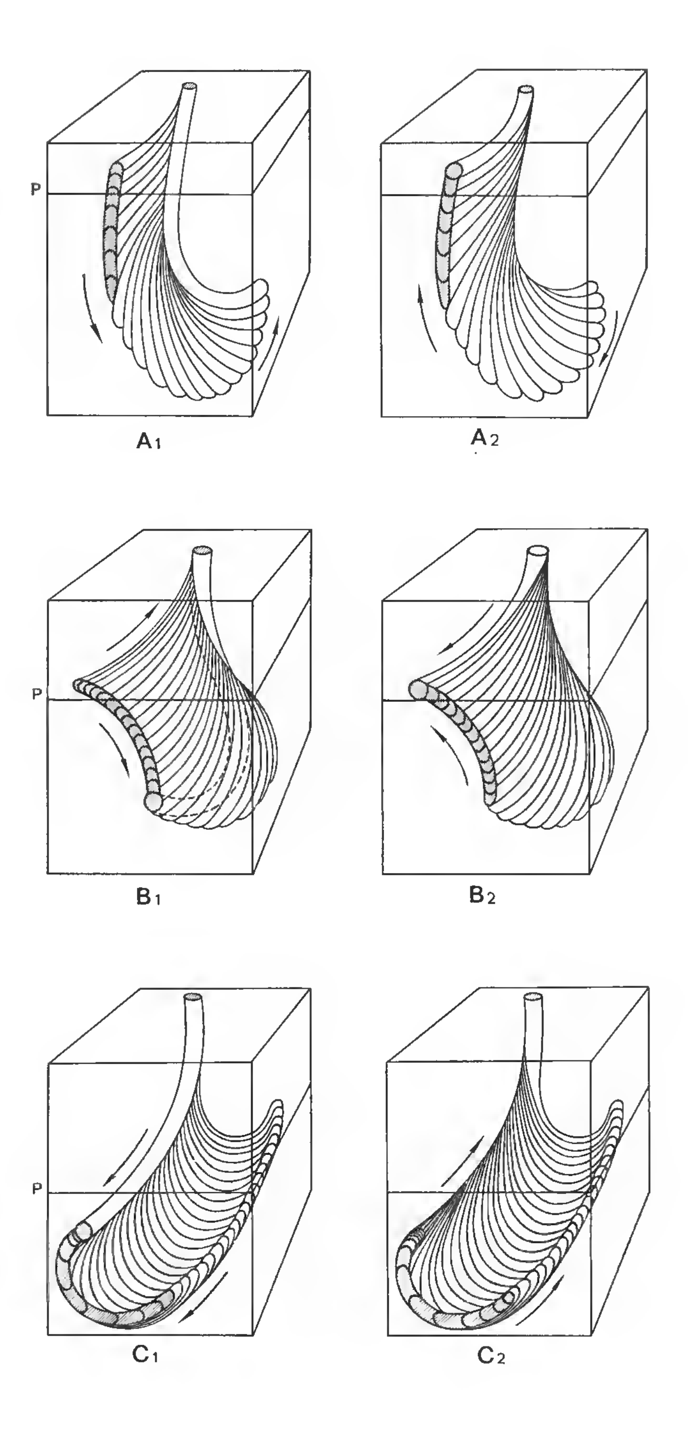
Nous nous sommes convaincu depuis, sur des témoignages formels, que certains *Daedalus* ont, en effet, la pointe en bas, et donc s'évasent vers le haut : c'est le cas des exemplaires caliciformes du Hoggar, dont nous avons examiné les photographies en place. Parmi les exemplaires du massif Armoricain et d'Espagne, les cônes ou fuseaux en lesquels se débitent habituellement les formes les plus complexes sont souvent, lorsqu'ils sont pressés en grande quantité, juxtaposés ou superposés tête-bêche (fig. 1, F et 3). C'est qu'une telle structure, qui peut être supposée en effet s'enrouler et s'accroître en diamètre et en épaisseur au cours du temps, en fonction de l'activité et de la croissance de l'animal, peut le faire aussi bien, nous venons de le voir, de haut en bas que de bas en haut, suivant (entre autres facteurs possibles) que la surface du sédiment à laquelle débouche la galerie se trouve progressivement abaissée par l'érosion ou rehaussée par la sédimentation.

En résumé, nous sommes donc amené, à la suite de cette étude, à confirmer pour l'essentiel notre conclusion de 1955, mais en la modifiant légèrement sur quelques points : nous nous représentons les ichnites en hélicoïde comme des terriers ou des remplissages de perforations complexes d'animaux sessiles ou plus ou moins vagiles (endopsammontes coloniaux) habitant le même terrier durant une période très longue et probablement toute leur vie, d'où résulte l'augmentation générale de largeur et d'épaisseur de la fronde. Ce terrier serait du type précédemment décrit comme « laminaire » ou « surcreusé », c'est-à-dire résultant de l'affouillement ou du déplacement progressif d'un tunnel vertical, oblique ou horizontal, sans doute généralement à une seule ouverture (en forme de J), ce qui, contrairement aux formes en U, désignerait plutôt un milieu bien oxygéné. Ce surcreusement s'effectue, généralement, non dans un plan mais en vis. Il en résulte une forme d'ensemble en cornet ou en spirocône, la surface résultante pouvant se croiser ou se replier, parfois un grand nombre de fois. Mais d'autres formes (nappes, cylindres, fuseaux...,) sont également représentées.

Le mode de surcreusement, qui, considéré dans le sens vertical, peut être aussi bien

1. Malgré son interprétation des *Cancellophycus* comme Alcyonnaires, Lucas les représente correctement la pointe en haut. Il est alors amené à leur supposer un « pédoncule de fixation » hypothétique.

Fig. 13. — Trois exemples d'éléments de surface *Daedalus* engendrés chacun suivant les deux modalités de creusement vertical, protrusif (A_1, B_1, C_1) ou rétrusif (A_2, B_2, C_2). Les objets résultants sont géométriquement identiques pour chaque couple de figures (A, B, C), mais la position du tube d'habitation ultime et l'orientation des arcs de section correspondant à chacune des deux modalités sont différents. Si de tels objets sont coupés suivant les plans d'érosion P, de façon que la partie située au-dessus de P soit détruite, le tube d'habitation (ou « tige ») est en partie conservé dans le mode protrusif (à gauche), alors qu'il disparaît entièrement dans le mode rétrusif (à droite).


P
A1
A2
P
B1
B2
P
C1
C2

protrusif que rétrusif (et ce, même pour un objet pris unitairement), entraîne des conséquences différentes dans l'un et l'autre cas. Dans le cas des formes protrusives, une même portion de galerie peut être habitée pendant longtemps, et peut donc plus aisément se trouver conservée, consolidée ou moulée, sous forme de tige cylindrique figurée à la base du fossile ou suivant son axe, ressemblant dans ce dernier cas à *Scolithus*, duquel elle est souvent d'autant moins discernable que, dans certains cas, ces deux formes, dont le *modus vivendi* est par certains aspects analogue, se rencontrent dans les mêmes faciès. Les formes rétrusives, au contraire, par leur mode de surcreusement, permettent plus rarement la conservation d'une galerie, fragile, détruite à mesure du recreusement et réduite à la partie supérieure du fossile, généralement érodée et perdue.

L'orientation statistique des paillettes de mica à la surface du limbe et dans son épaisseur pourrait résulter, non seulement de ce mode de déplacement et remblaiement successifs du terrier, mais peut-être aussi de l'action d'une substance agglutinante, par exemple un mucus, sécrété par l'animal fouisseur, sans qu'on puisse parler toutefois, comme c'est le cas pour certains tubes d'habitation et pour des Chondrites, d'une véritable « construction » de granules.

L'interprétation écologique de ces formes reste quelque peu incertaine, comme d'ailleurs dans d'autres cas comparables. D'un côté, en effet, on peut considérer l'activité prodigieuse de ces animaux comme une conséquence du « principe d'exploitation maximale du sédiment », duquel ils seraient alors censés avoir tiré l'essentiel de leurs ressources nutritives. On aurait là un des équivalents possibles à trois dimensions des comportements de surface dits de « parquetage » (cf. *Helminthoides*, *Palaeodictyon*). D'un autre côté, l'existence d'un même terrier, fût-il constamment remanié, habité pendant un temps très long, ainsi que certaines conditions de faciès, plaident plutôt en faveur d'organismes sessiles, dont la nourriture pourrait être puisée à l'extérieur du sédiment (par exemple des microphages ou pêcheurs de plancton). Le même problème se pose à propos de l'exemple, à bien des égards comparable, des Chondrites, que R. Richter (1928) supposait produits par l'activité orientée de limivores actifs, tandis que Tauber (1949) attribuait leur construction à des microphages captateurs de particules ou de plancton. A cette comparaison se réfère d'ailleurs la récente interprétation de *Zoophycos* par Simpson (1970).

Dans les deux hypothèses, la vraisemblance amène à reconstituer l'auteur de ces terriers comme un animal long, par exemple un annélide [1]. Des structures analogues, bien qu'elles soient géologiquement assez courantes jusqu'au Secondaire, sont pratiquement inconnues (voir cependant Seilacher, 1967), et en tous cas n'ont pas été étudiées, dans la nature actuelle : on se heurte ici, comme presque toujours en ichnologie comparée, à l'insuffisance manifeste des travaux écologiques sur les Invertébrés marins actuels.

On devra donc, avec doute, classer *Daedalus* et les formes voisines soit dans la catégorie écologique des *Fodinichnia* (terriers de nutrition), soit dans celle des *Domichnia* (terriers d'habitation), catégories qui se recouvrent d'ailleurs assez naturellement (cf. les classifications de Seilacher, 1953, et de Müller, 1962).

1. Il est inutile d'insister sur le fait qu'il y a fort peu de chances de retrouver des restes de l'animal lui-même associés à son terrier ; le cas est déjà très rare quand il s'agit de Mollusques, de Crustacés ou de Trilobites, qui possèdent pourtant de meilleures chances de fossilisation.

Signification de faciès

La signification de faciès de *Daedalus* constitue un dernier problème. Elle a souvent été recherchée à propos de formes voisines comme *Zoophycus* ou *Cancellophycus*, et des divergences se sont manifestées à cet égard entre les auteurs. Nul ne doute qu'il s'agisse de fossiles marins (la présence éventuelle de Brachiopodes et de *Cruziana* dans les mêmes couches que *Daedalus* suffirait ici à l'établir). Mais, tandis que Lucas (1938), par exemple, suivi par Termier (1952), faisait de « *Cancellophycus* » un fossile bathyal ou même abyssal, Legrand (1948) voyait en « *Spirophyton* » (forme sans doute synonyme) un fossile sublittoral. Il n'est nullement certain, bien sûr, que la signification des hélicoïdes et, en général, des terriers surcreusés, soit partout la même : un même animal, ou des animaux de mœurs voisines, peuvent se rencontrer à toutes les profondeurs (par exemple, des Arénicoles, animaux essentiellement littoraux, ont été pêchés jusqu'à 450 m). Mais le problème n'en mérite pas moins d'être discuté.

La question fait l'objet des études attentives de Seilacher qui, depuis 1954, a été amené à systématiser, puis à nuancer sa position à cet égard. L'idée générale qui se dégage de ses études, fondées sur la comparaison de nos connaissances sur les divers faciès connus contenant des traces fossiles, est la suivante : dans les faciès profonds, où règne une obscurité presque complète, les traces de locomotion ou de nutrition (*Repichnia* et *Pascichnia*) seraient statistiquement beaucoup plus nombreuses que les traces d'enfouissement (*Domichnia* ou *Cubichnia*) puisque les animaux n'ont aucune raison particulière de se cacher ; au contraire, dans les faciès littoraux ou sublittoraux, où l'éclairement fait des animaux vagiles des victimes faciles pour les prédateurs, domineraient les terriers d'habitation. Seilacher distingue ainsi, grâce à leurs ichnocénoses, traduites par des « spectres » représentant les proportions des divers types de traces, trois ou quatre associations fondamentales correspondant à des faciès de profondeur : les « faciès à Néréites » désigneraient une zone profonde (ex. : flysch), ceux où dominent les Bilobites une zone relativement littorale (ex. : molasse). Outre ces deux ichnocénoses fondamentales, on pourrait reconnaître encore : un faciès à Scolithes, tout à fait littoral, voire saumâtre ou dulcicole, et un faciès à Hélicoïdes (« *Zoophycos*-facies ») intermédiaire entre les deux premiers et, par conséquent, moyennement profond. Seilacher ne donne pas de chiffres précis, mais on peut comprendre que, pour lui, un faciès est dit « superficiel » en deçà d'une centaine de mètres, et « profond » au-delà de quatre cents mètres environ. Des études statistiques précises dans l'actuel amèneraient sans doute à nuancer l'idée directrice de Seilacher. En effet, la nature du sédiment (sableux ou argileux), la température et en général toutes les conditions qui concourent à définir un biotope doivent être prises en considération, ce qui rend le problème fort délicat.

Par ailleurs, si les traces actuelles semblent plus nombreuses dans les fonds du plateau continental que dans ceux du système profond, il n'en est pas moins vrai que des animaux fouisseurs (Annélides, Holothuries, Échiurides) ont été fréquemment ramenés des grands fonds par des prélèvements sédimentaires, et que des terriers — certains gigantesques — ont été observés à de nombreuses reprises au cours de plongées en bathyscaphe, sans qu'il ait été le plus souvent possible d'en déterminer les auteurs.

De toute manière, les terriers à traverse étant peu connus, et les hélicoïdes pratiquement inconnus dans la nature actuelle, il nous faut dans leur cas nous contenter du témoignage paléontologique. Or, suivant SEILACHER lui-même (1967), qui est amené sur ce point à élargir sa première affirmation, il existe en fait des terriers à traverse (simples ou complexes) à toutes profondeurs. En règle générale, les animaux microphages, mangeurs de plancton ou de particules en suspension, l'emporteraient dans les eaux superficielles et agitées, les limivores, mangeurs de sédiment, ou « brouteurs de surface », dans les eaux profondes et calmes ; les types de construction les plus simples (ex. *Rhizocorallium*) l'emporteraient dans le premier cas, les plus complexes (ex. *Zoophycus*), dans le second [1].

Logiquement, le cas de *Daedalus*, dont on a vu la particulière complexité, devrait plutôt être rapporté au « faciès à *Zoophycus* ». Pourtant, *Daedalus* se trouve, on l'a dit, en association fréquente avec *Cruziana* et avec *Scolithus* ; étant donné ce que l'on sait, d'autre part, des conditions de sédimentation du grès armoricain et des autres régions d'où provient ce fossile, il est beaucoup plus vraisemblable d'admettre qu'il s'agit de faciès relativement superficiels, et peut-être, dans certains cas, tout à fait littoraux. C'est du reste l'opinion de SEILACHER lui-même (1964) dans le seul cas où il mentionne expressément *Daedalus*, c'est-à-dire dans les quartzites ordoviciens de la région de Khabour (Irak du nord) : il le range ici sans réticence dans le « faciès à *Cruziana* ». En dépit de sa ressemblance de construction avec *Zoophycus*, il nous paraît en effet que *Daedalus* correspond à une zone littorale ou sublittorale [2].

Conclusion

Sans pouvoir prétendre que l' « énigme du *Daedalus* » soit aujourd'hui entièrement éclaircie, on peut admettre sans présomption que les efforts de recherche et de réflexion à son sujet, épars depuis un siècle, ont fini par se conjuguer en un faisceau d'idées qui convergent vers une hypothèse cohérente. En effet, d'une part, sous la diversité des premières observations qui donnèrent lieu à la description et à l'interprétation fallacieuse d'une pluralité de « genres » et d' « espèces », se reconnaît aujourd'hui un seul « type de construction », couvert par un seul vocable, ce qui devrait permettre une redistribution systématique plus judicieuse et plus économique. D'autre part, ce « type de construction » lui-même se trouve ramené à un cas particulier d'un type encore plus général, qui englobe un grand nombre de formes plus ou moins affines, variantes complexes d'un processus fondamentalement simple et uniforme. Enfin, ce groupement, en quelque sorte géométrique, de formes homotypiques, trouve l'unité de son explication dans une hypothèse écologique souple qui, moyennant des suppositions raisonnables, peut être rendue conforme à ce qu'on sait par ailleurs des déterminismes et des degrés de liberté du comportement animal à un niveau d'évolution correspondant à l'époque considérée.

1. Dans le premier cas, l'approfondissement de la galerie résulterait d'une réponse aux conditions de sédimentation du milieu, ou à la croissance de l'animal ; dans le second, de la nécessité d'explorer la plus grande partie du volume du sédiment.

2. Ce qui, si on accepte la suggestion de SEILACHER, ferait de l'auteur de *Daedalus* plutôt un pêcheur de plancton qu'un limivore.

Mais nous ne croyons pas que, dans l'état actuel des choses, il soit possible d'entrer plus avant dans l'interprétation. Car cela exigerait un certain nombre de conditions historiques ou logiques qui ne sont pas remplies :

— mettre au point une nomenclature et une taxinomie des traces, au lieu de continuer à les considérer arbitrairement comme régies par les conditions générales de la nomenclature linnéenne et de la taxinomie des êtres vivants, qui leur sont inadéquates ;

— connaître mieux les conditions physiques et biologiques (côté milieu et côté organisme) de l'édification et de la fossilisation de telles structures, conditions qui ne sont, ni dans la nature passée, ni dans la nature actuelle, suffisamment définies ;

— enfin et en général (et ceci est la condition de cela), cesser de ne considérer l'étude des traces (ou celle de n'importe quoi, si minime qu'en paraisse l'intérêt) qu'au seul point de vue du spécialiste — c'est-à-dire comme une contribution à une science déjà faite — par exemple, dans ce cas, la paléobotanique ou la stratigraphie — pour y voir le noyau possible d'une constellation de recherches variées qui, s'éclairant l'une l'autre, pourraient aboutir à une synthèse propre.

Car on peut se permettre, au bout de cent vingt ans, d'estimer irritant qu'une « énigme » finalement aussi simple que celle du *Daedalus*, dont la signification a été entrevue voici plus de soixante ans, ne puisse être, pour les raisons susdites, considérée comme totalement résolue et son objet intégré à l'ensemble de la Science paléontologique !

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abel, O., 1935. — Vortzeitliche Lebensspuren. Fischer éd., Iena, 644 p.

Beuf, S., B. Biju-Duval, O. de Charpal, P. Rognon, O. Gariel et A. Bennacef, 1971. — Les grès du Paléozoïque inférieur au Sahara. Sédimentation et discontinuité, évolution structurale d'un craton. Paris, Technip, 480 p.

Beuf, S., B. Biju-Duval, A. Mauvier, et P. Legrand, 1968. — Carte géologique de l'Algérie, publ. 38e sér.

Bischoff, B., 1968. — *Zoophycos*, a polychaete annelid, Eocene of Greece. *J. Paleontol.*, **42** : 1439-1443.

Bureau, E., 1900. — Notice sur la géologie de la Loire inférieure avec liste des végétaux fossiles. Nantes, Grimaud éd., 522 p.

Canavari, L., 1910. — La fauna dei calcari marnosi de cemento della vicinanza de Fabriano. *Paleontogr. ital.*, **16** : 71-118.

Caster, K. E., 1957. — Problematica. *In* : Treatise on marine Ecology and Paleoecology, vol. 2 : Paleoecology. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, **67** : 1025-1032.

Couffon, O., 1934. — Géologie angevine. (*Fide* Péneau, 1946).

Crimes, T. P., et J. C. Harper, 1970. — Trace fossils. *Geol. J., Liverpool*, special issue n°3 : 547 p.

Delgado, J. F. N., 1886. — Étude sur les Bilobites et autres fossiles des quartzites de la base du système silurique du Portugal. Lisbonne, 113 p.

— 1910. — Terrains paléozoïques du Portugal. Étude sur les fossiles des schistes à néréites de San Domingos et des schistes à néréites et à graptolites de Barrancos. Serv. Géol. Portugal, **56**, 68 p.

Desio, A., 1940. — Vestigia problematiche paleozoiche della Libia. *Ann. Mus. lib. Stor. Nat.*, **2** : 47-92.

Douvillé, H., 1907. — Perforations d'Annélides. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **7** : 36.

Dubois, B., et J. Lessertisseur, 1964. — Note sur *Bifungites*, trace problématique du Dévonien du Sahara. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **6** : 626-634.

Frey, R. W., 1970. — Trace fossils of Fort Hays limestone member of Niobrara Chalk (Upper Cretaceous). W. Central Kansas. *Univ. Kansas pal. Contrib.*, art. 53 (Cretaceous 2).

— 1970. — Environmental significance of recent marine lebensspuren near Beaufort, North Carolina. *J. Paelontol.*, **44** (3) : 507-519.

Fritel, C., 1925. — Végétaux paléozoïques et organismes problématiques de l'Ouadaï. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **25** : 33-48

Fritsch, A., 1908. — Problematica silurica. *In* : J. Barrande, supplément au Système silurien de la Bohême. Prague, 28 p.

Fuchs, T., 1895. — Studien über Fukoiden und Hieroglyphen. *Denksch. Akad. Wiss. Wien*, Math. nat. Kl., **62** : 369-448.

— 1909. — Ueber einige neuere Arbeiten zur Aufklärung der Natur der Alectoruriden. *Mitt. Geol. Ges. Wien*, **2** : 335-350.

Goldring, R., 1964. — Trace fossils and the sedimentary surface in shallow-water marine sediments. Developments in Sedimentology. Elsevier, Amsterdam, London, **1** : 136-143.

Häntzschel, W., 1960. — Spreitenbauten (*Zoophycos* Massal.) im Septarienton Nordwest-Deutschlands. *Mitteil. Geol. Staastinst. Hamburg*, **29** : 95-100.

— 1962. — Trace fossils and problematica. *In* : R. C. Moore, Treatise of Invertebrate Paleontology, New York, part W : 177-245.

— 1965. — Vestigia invertebratorum et problematica. *Fossilum catalogus* I Animalia (ed. F. Westphal). Pars 108. s'Gravenhage : 1-142.

Hundt, R., 1932. — Eine Monographie der Lebensspuren des Unteren Mitteldevons Thüringens. Leipzig, 68 p.

Korn, H., 1929. — Fossile Gasblasenbahnen aus dem Thüringer Palaezoikum. Eine neue Deutung von *Dictyodora*. *Z. Naturwiss.*, **89** : 25-46.

Lebesconte, P., 1883. — Voir Rouault, M.

— 1886. — Constitution générale du Massif breton comparée à celle du Finistère. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3e sér., **14** : 776-820.

Legrand, R., 1948. — Observations à propos des *Spirophyton* du Tournaisis. *Bull. Soc. belg. Géol. Paléont. Hydr.*, **57** : 397-406.

Lessertisseur, J., 1955. — Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **74**, 150 p.

Lucas, G., 1938. — Les *Cancellophycus* du Jurassique sont des Alcyonnaires. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **206** : 1914-1916.

Magdefrau, K., 1932. — Ueber *Phycodes circinatum* Reinh. Richter, aus dem Thüringischen Ordovicium. *Neues Jahrb. Miner. Geol. Paläont.*, **72** : 259-282.

Maubeuge, P. L., 1949. — Données paléontologiques sur la dolomie dite « dolomie de Beaumont » du Keuper moyen de Lorraine. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 5e sér., **19** : 43-50.

Müller, A. H., 1956-59. — Weitere Beiträge zur Ichnologie, Stratonomie und Ökologie der Germanischen Trias. Teil I. *Geologie*, **5** : 405-423 ; II. *Geologie*. **8** : 239-249.

— 1962. — Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. *Freiberger Forschungsh., Berlin*, C 151 : 5-49.

Osgood, R. G. Jr, 1970. — Trace fossils of the Cincinnati area. *Paleontogr. Amer.*, **6** (41) : 281-444.

Peneau, J., 1946. — Étude sur l'Ordovicien inférieur (Arenigien = grès armoricain) et sa faune (spécialement en Anjou). *Bull. Soc. Ét. sc. Angers*, n. s., **74-76** : 37-106.

Pfeiffer, H., 1959. — Ueber *Dictyodora liebeana* (Weiss). *Geologie, Berlin*, **8** : 425-433.

PHILLIPOT, A., 1952. — Sur la présence d'Éponges réticulées (Dictyospongidés, Lyssacines) dans le Briovérien de Bretagne. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **235** : 438-440.

PLICKA, M., 1968. — *Zoophycos*, and a proposed classification of sabellid worms. *J. Paleont.*, **42** : 836-849.

— 1970. — *Zoophycos* and similar fossils. *In* : T. P. CRIMES, et J. C. HARPER, *op. cit.* : 361-370.

RICHTER, R., 1927. — Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer. Ein Ueberblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologischen Bedeutung. *Paläont. Zeitschr.*, **9** : 193-240.

— 1928. — Psychische Reaktionen fossiler Tiere. *Palaeobiologica*, **1** : 225-244.

— 1931. — Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer zur Entstehung eins schwarzen Schlammsteins. *Senckerbergiana*, **13** : 299-342.

ROUAULT, M., 1850. — Note préliminaire sur une nouvelle formation découverte dans le terrain silurien inférieur de la Bretagne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 2e sér., **7** : 724-744.

— 1883. — Essai historique et géologique sur *Vexillum desglandi*. *In* : Œuvres posthumes de Marie ROUAULT, publiées par P. LEBESCONTE. Oberthur éd., Rennes-Paris : 47-57.

SALTER, J. W., 1864. — On some points in ancient physical geography, illustrated by fossils from a pebble-bed at Budleigh Salterton, Devonshire. *Geol. Mag.*, **1** : 5-12.

SAPORTA, G. DE, 1884. — Les organismes problématiques des anciennes mers. Paris, Masson éd., 102 p.

SAPORTA, G. DE, et A. MARION, 1881. — L'évolution du règne végétal. Les Cryptogames. Paris, Masson éd.

SARLE, C. J., 1906. — *Arthrophycus* and *Daedalus* of burrow origin. *Proc. Rochester Acad. Sci.*, **4** : 203-210.

— 1906. — Preliminary note on the nature of *Taonurus*. *Proc. Rochester Acad. Sci.*, **4** : 211-214.

SCHIMPER, W. P., 1869-72. — Traité de Paléontologie végétale, Paris, t. I, 740 p. ; t. II, 968 p.

SEILACHER, A., 1951. — Zur Einteilung und Deutung fossiler Lebensspuren. Ph. D. Dissertation Tübingen (non publ.).

— 1953. — Studien zur Palichnologie. I Ueber die Methoden der Palichnologie. *N. Jahrb. Geol. Pal.*, **96** : 421-452. II Die Ruhespuren (*Cubichnia*), *id.*, **98** : 87-124.

— 1955. — Spuren und Fazies im Unterkambrium. *In* : O. H. SCHINDEWOLF, und A. SEILACHER, Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range, Pakistan. *Ak. Wissensch. u. Litt. Wiesbaden*, Math. nat. Kl., **10** : 373-399.

— 1960. — Lebensspuren als Leitfossilien. *Geol. Rundschau*, **49** : 41-50.

— 1964. — Biogenic sedimentary structures. *In* : J. IMBRIE et N. NEWELL éd. : Approaches to paleoecology. New York, J. Wiley : 264-316.

— 1967*a*. — Bathymetry of trace fossils. *Marine Geol.*, **5** (5-6) : 413-428.

— 1967*b*. — Fossil behavior. *Scientific American*, **217** (2) : 72-80.

SIMPSON, S., 1970. — Notes on *Zoophycos* and *Spirophyton*. *In* : T. P. CRIMES, et J. C. HARPER, *op. cit.* : 505-514.

TAUBER, A. F., 1949. — Paläobiologische Analyse von *Chondrites furcatus* Sternberg. *Geol. Bundesanst. Jahrb.*, **93** : 141-154.

TAYLOR, B. J., 1967. — Trace fossils from the fossil Bluff series of Alexander island. *Brit. Antarct. Survey*, **13** : 1-30.

TERMIER, H. et G., 1952. — Histoire géologique de la Biosphère. Masson éd., Paris, 721 p.

THORAL, M., 1935. — Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne noire. Montpellier, impr. de la Manufacture de la Charité, 367 p.

Weiss, E., 1884. — Kleine fossile Flora des Culm in der Gegend von Gera (*Dictyophytum liebeanum*). *Sitzber. Ges. naturf. Freunde, Berlin* : 17.

Weiss, W., 1940. — Beobachtungen an Zopfplatten. *Z. Deustch. Geol. Ges.*, **92** : 333-349.

Zimmermann, E., 1889. — Über die Gattung *Dictyodora*. *Z. Deutsch. Geol. Ges.*, **41** : 165-167.

— 1892. — *Dictyodora liebeana* (Weiss) und ihre Beziehungen zu *Vexillum* (Rouault), *Palaeochorda marina* (Geinitz) und *Crossopodia henrici* (Geinitz). 32-35 *Jahresb. Ges. Freunde Naturwiss. Gera* : 28-63.

— 1894. — Weiteres über angezweifelte Versteinerungen (Spirophyten und Chondrites). *Naturwiss. Wochenschr., Berlin*, **9** : 361-366.

Manuscrit déposé le 1er avril 1971.

PLANCHE I

Fig. 1. — Traces flabellées des couches à *Daedalus* du grès armoricain supérieur du sud de Rennes. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes.

Fig. 2. — *Daedalus*, forme « en nappe » (*Daedalus labechei ?*) du grès armoricain, rocher d'Uzel, région de Rennes. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes. Remarquer le « liseré » en creux d'où partent tangentiellement les stries ou « nervures » de la surface du limbe.

Fig. 3. — « *Daedalus rouvillei* » du grès ordovicien de la vallée de l'Ognon, près de Félines (Hérault). Coll. Laboratoire de Géologie de la Faculté catholique d'Angers. Remarquer la ressemblance, sinon l'identité, avec les « genres » *Phycodes* et *Harlania*.

Fig. 4. — *Daedalus*, forme « en cône » (*Daedalus halli*), gros bloc sans indication de provenance, de la coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes. Remarquer la disposition « tête-bêche » des cônes. De légers traits de crayon soulignent la direction d'une très fine réticulation sensiblement perpendiculaire à la direction générale des stries.

Fig. 5. — *Daedalus*, « forme en quenouille » (ou fuseau composé) (*Daedalus desglandi*). Grès cambrien de Plélan. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes.

Fig. 6. — *Daedalus desglandi* du grès rouge cambrien de Montfort. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes. Remarquer la « tige » scolithiforme qui traverse le fossile, visible au centre (au niveau de la cassure) et figure l'axe autour duquel s'est effectué le mouvement d'enroulement.

Fig. 7. — *Daedalus*, forme « en calice », de l'Ordovicien du Hoggar (El Moungar), mission Sahara 1966-1967 de l'Institut français des pétroles. Vue supérieure : la forme générale s'enroule en anneau hélicoïdal.

Fig. 8. — Exemplaire de même provenance, en vue latérale. Remarquer l'enroulement hélicoïdal des spires.

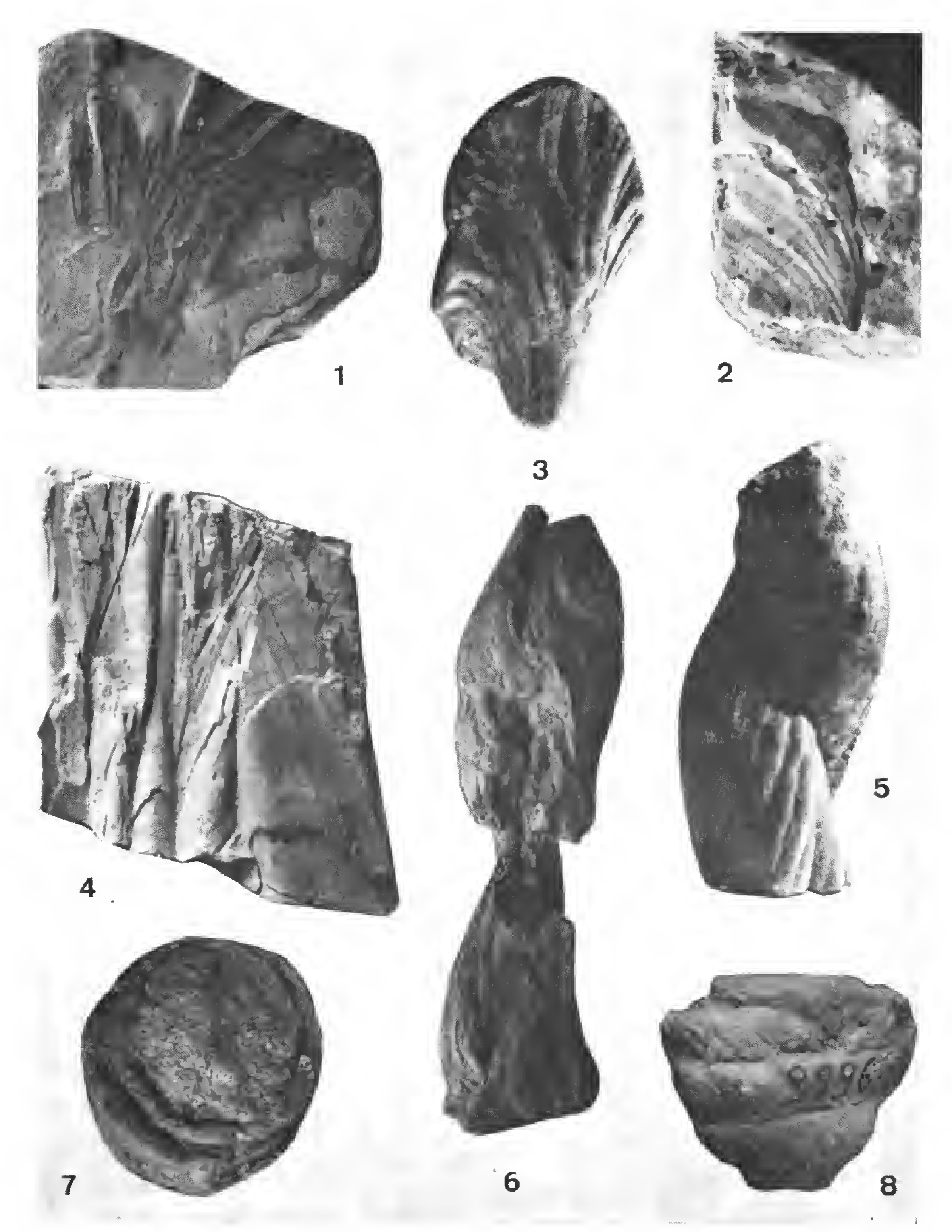

1
2
3
4
5
6
7
8

PLANCHE II

Fig. 1. — *Daedalus desglandi*, du grès rouge cambrien de Montfort. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes. La palme, dont on ne voit plus que la base, a été cassée, de façon à mettre en évidence la « tige » scolithiforme.

Fig. 2. — *Daedalus*, forme « en cône » (*Daedalus halli*) provenant de la carrière Saint-James, près d'Ercée en Lamée. Positif et négatif du même exemplaire. Coll. Laboratoire de Géologie de la Faculté catholique d'Angers.

Fig. 3. — Exemplaire de même provenance, dont l'angle au sommet est particulièrement aigu. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes.

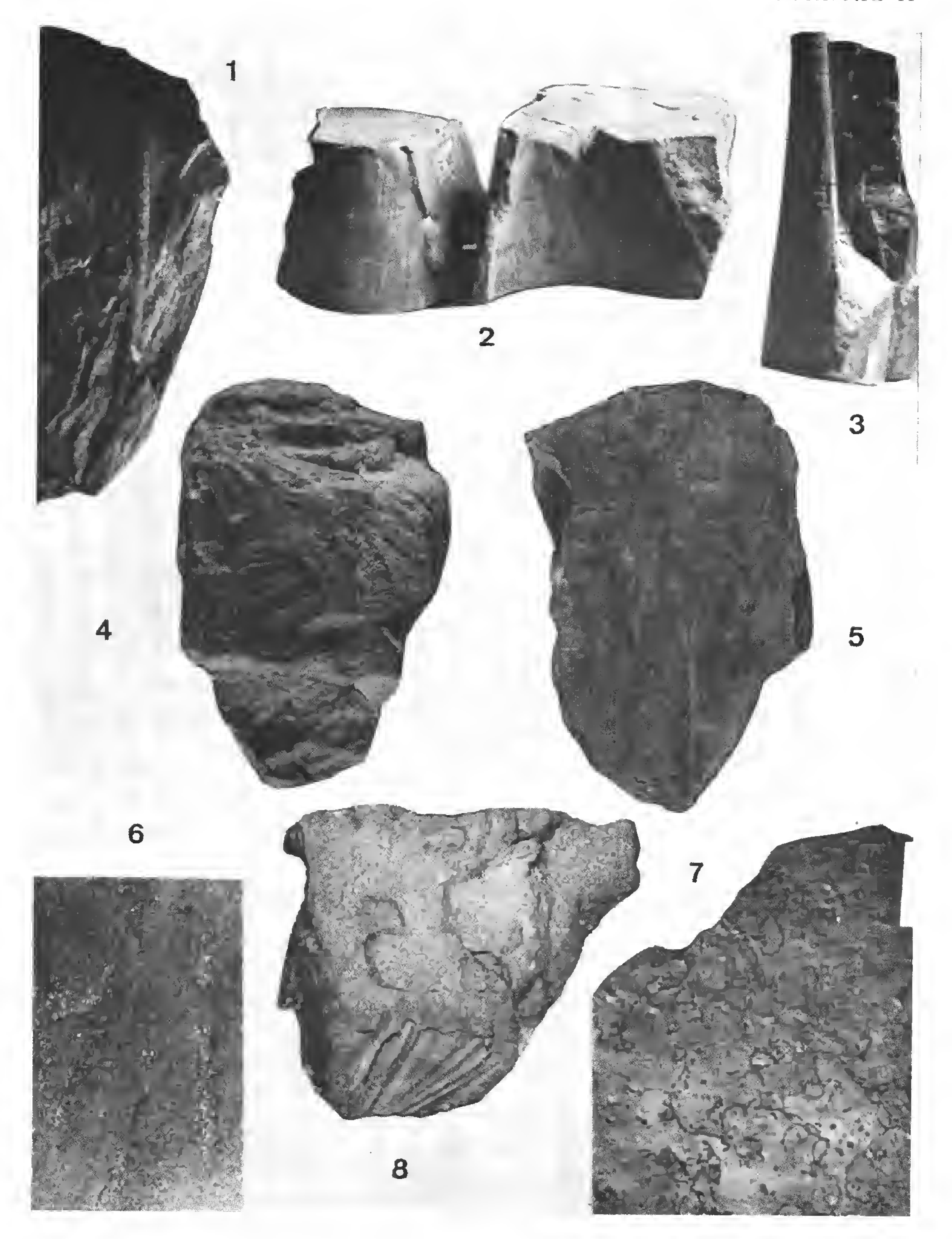
Fig. 4. — *Daedalus* caliciforme, de l'Ordovicien du Hoggar (est Adafar), mission Sahara 1966-1967 de l'Institut français des pétroles.

Fig. 5. — Même exemplaire que fig. 4, en section médiane longitudinale. Remarquer l'axe scolithiforme et l'épanouissement divergent des spires.

Fig. 6. — Coupe longitudinale d'une plaque à nombreux *Daedalus halli* de l'Ordovicien de la Sierra Morena (Espagne). Exemplaire communiqué par M. Tamain. Les sections figurent des droites et des hyperboles. Lorsque la coupe affecte la surface latérale du limbe, l'orientation des paillettes de mica devient particulièrement visible.

Fig. 7. — Grande plaque à « *Humilis* » et « *Scolithus* » du grès armoricain supérieur de Pont-Réan. Coll. Institut de Géologie de la Faculté des Sciences de Rennes. L'échelle est donnée par une bande de papier blanc de 5 cm.

Fig. 8. — *Daedalus desglandi*, même provenance que fig. 6. Vue supérieure légèrement oblique, montrant les rapports de « *Daedalus* » et d' « *Humilis* », (au sens de Rouault, 1850), et la tendance du limbe à se détacher de la roche par suite de l'orientation longitudinale statistique du mica.


1
2
3
4
5
6
7
8

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 20, novembre-décembre 1971,
Sciences de la Terre 4 : 37-72.

Achevé d'imprimer le 30 juin 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 61, rue de Buffon, 75-Paris, 5e (adresse provisoire). Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75-Paris, 5e.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.